

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

**Ústav pro životní prostředí**

Ekologie a ochrana životního prostředí

Ochrana životního prostředí



Diplomová práce

**Společenstva půdních hlístic při různých způsobech obnovy  
vřesovišť**

**Communities of terrestrial nematodes after different  
approaches to heathland restoration**

Bc. Petra Radochová

Školitel: RNDr. Ladislav Háněl, CSc.

Konzultant: prof. Ing. Mgr. Jan Frouz, CSc.

Praha 2015

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně s využitím uvedené literatury a informací, na něž odkazuji. Svoluji k jejímu zapůjčení s tím, že veškeré (i přejaté) informace budou řádně citovány. Rovněž prohlašuji, že předložená diplomová práce je totožná s elektronickou verzí vloženou do SIS.

V Praze, srpen 2015

Petra Radochová

## **Poděkování**

Předně bych chtěla poděkovat svému školiteli, panu RNDr. Ladislavu Hánělovi, CSc. za trpělivý přístup a cenné konzultace, a také svému konzultantovi, panu prof. Ing. Mgr. Janu Frouzovi, CSc. za ochotu při vedení této práce. Velký dík patří také mým kolegům Marii, Olze a Honzovi za pomoc a věnovaný čas. Své rodině a ostatním přátelům chci poděkovat za podporu během celého studia.

## **Abstrakt**

Rozloha vřesovišť se v Evropě od 20. století prudce snížila díky intenzifikaci zemědělství, používání umělých hnojiv a acidifikaci, a proto v poslední době probíhají snahy o navrácení vřesovišť do krajiny. Jedním z nástrojů, který může indikovat stav vyvíjejícího se ekosystému, je složení společenstva půdních hlístic.

V letech 2011, 2013 a 2014 byly v Nizozemsku odebrány půdní vzorky z ploch, na kterých od roku 2011 probíhá experimentální obnova vřesovišť různými způsoby (3 × 3 faktoriálový experiment) a dále vzorky z původních suchých a vlhkých vřesovišť (jako ukazatele cílového stavu). Z hlístic extrahovaných z celkem 174 vzorků byla provedena analýza celkové abundance, trofických skupin, dominance rodů a vypočteny indexy ukazující stav půdního společenstva hlístic.

Byl prokázán rychlejší vývoj na vlhkých vřesovištích vzhledem k suchým vřesovištím, ale pro velkou variabilitu dat nebylo možno prokázat rozdíly mezi jednotlivými ošetřeními. Vývoj mezi suchými a vlhkými vřesovišti byl odlišný i v nálezů vyššího relativního zastoupení omnifágů v roce 2013 a predátorů v roce 2014 na pokusných plochách suchých vřesovišť. Celkově lze konstatovat, že společenstvo půdních hlístic ještě nedosáhlo po třech letech obnovy vřesovišť cílového stavu.

**Klíčová slova:** Nematoda, Nizozemí, Maturity Index, přenos drnů, přenos rostlinného materiálu, alkalizace, acidifikace



## **Abstract**

Since the 20th century, the distribution of European heathlands rapidly decreased due to agricultural intensification, heavy use of artificial fertilizers or acidification. Therefore, various attempts of heathland restoration are under way in these days. Analysis of nematode community composition can be one of the tools suitable for succession evaluation.

In 2011, 2013 and 2014, soil samples were collected from heathland restoration experiment (launched in 2011) where different restoration methods were applied in a  $3 \times 3$  factorial experiment; existing heathlands were also sampled to identify the target community both in dry and wet heathland. A total of 60 samples of extracted nematodes were analysed for absolute abundance, trophic groups, and genera dominance. Various indices were calculated to describe the nematode community.

We were able to prove faster development of wet heathlands towards the target community. However, because of large data variability, there was no significant difference between treatments. Development of wet and dry heathlands differed also in increased proportion of omniphagous nematodes in 2013 and predators in 2014 in dry heathlands. After three years of heathland restoration, nematode community has not yet reached parameters of the target community.

**Key words:** Nematoda, Netherlands, Maturity Index, sod transfer, plant material transfer, alkalization, acidification

## Obsah

1. Úvod.....	8
1.1. Cíle práce.....	9
1.2. Hypotézy.....	9
2. Literární přehled.....	10
2.1. Charakteristika vřesovišť.....	10
2.2. Historický vývoj vřesovišť.....	12
2.3. Současná vřesoviště a jejich ekologické faktory.....	13
2.4.Obnova vřesovišť.....	14
2.4.1. Odběr horní vrstvy půdy – topsoil removal.....	14
2.4.2. Acidifikace půdy.....	15
2.4.3. Zdroj rostlinného materiálu.....	15
2.5. Půdní fauna.....	16
2.5.1. Hlístice jako bioindikátory prostředí.....	18
3. Metodika.....	21
3.1. Studované plochy.....	21
3.2. Založení pokusů.....	22
3.3. Odběr vzorků.....	25
3.4. Zpracování vzorků a příprava mikroskopovacích preparátů.....	25
3.5. Mikroskopovací technika.....	27
3.6. Analýza společenstva.....	27
3.6.1. Analýza dominance.....	28
3.6.2. Shannon-Weaverův index.....	28
3.6.3. Maturity Index (MI, ΣMI, PPI).....	29

3.7. Statistická analýza dat.....	34
3.7.1. Testování rozdílnosti jednotlivých parametrů.....	34
3.7.2. Metodika mnohorozměrné analýzy.....	35
4. Výsledky.....	36
4.1. Celková početnost.....	36
4.2. Trofické skupiny.....	37
4.3. Indexy.....	42
4.3. Mnohorozměrné analýzy.....	46
5. Diskuze.....	51
5.1. Početnost hlístic.....	51
5.2. Podobnost společenstev na plochách s různými zásahy.....	52
5.3. Vývoj zastoupení trofických skupin.....	53
5.4. Indexy jako ukazatelé sukcese.....	55
6. Závěr.....	57
7. Seznam literatury.....	58

# 1. Úvod

Nížinná vřesoviště jsou velmi unikátní ekosystém charakteristický nízkým pH půdy a malým obsahem živin, vyskytující se zejména v oceánském klimatu. V Evropě jsou rozšířena zejména na území Spojeného království (Walker et al., 2004), Německa (Heitkamp et al., 2008), Dánska (Ejrnæs et al., 2008), Polska (Nienartowicz a Kunz, 2003) a Nizozemí (Aerts et al., 1995). Jedná se o otevřené plochy s typickým porostem vřesovitých rostlin a téměř žádnými stromy. Za svůj vznik vděčí kočovným farmářům, kteří vytrhávali drny, vypalovali a spásali krajinu pro svá pole (Aerts a Heil, 1993).

Vinou opuštění tradičního managementu, intenzifikace a později rozmachu umělých hnojiv a nárůstu atmosférické depozice se od začátku minulého století plocha evropských vřesovišť drasticky snížila – až o 95 % (Jeannette, 1993). První snahy o navrácení vřesovišť do nizozemské krajiny byly podniknuty již v polovině minulého století (Eshuis, 1952) a od té doby jsou zkoumány nejúčinnější metody rekultivace. Technicky nejnáročnějším zásahem je odstranění horní vrstvy půdy (topsoil removal), které účinně zbavuje systém přebytečných živin (Frouz et al., 2009). Při hledání nejvhodnější metody rekultivace vřesovišť hrají zásadní roli nejen analýzy vlastností půd jako je pH či obsah živin (N, P, K), ale neméně důležité je i monitorování stavu nadzemní a podzemní bioty. Jen tak lze posoudit, zda dochází k obnově plně funkčního ekosystému.

Hlístice patří mezi nejrozšířenější mikroorganismy na planetě a díky svým vlastnostem (přítomnost na mnoha úrovních trofické půdní sítě, snadná identifikace trofických skupin...) se staly modelovým půdním organismem pro sestrojení indexů hodnotících zotavení půdy po disturbancích či průběhu sukcese (Bongers a Bongers, 1998; Bongers, 1990).

Obyvatelé Nizozemska (a ostatně i jiných evropských zemí) vnímají vřesoviště jako své přírodně-kulturní dědictví a proto si nizozemská vláda stanovila za cíl zlepšit kvalitu a rozšířit plochu svých stávajících vřesovišť. Cílem projektu „Terénní studie obnovy vřesovišť na bývalé zemědělské půdě“, v rámci kterého vznikla i tato diplomová práce, bylo vytvořit stabilní a udržitelný vodní režim podporující rozvoj vřesovišť. Probíhal v letech 2011 až 2013 a na jeho financování se podílela provincie Drenthe, nizozemské Ministerstvo ekonomiky a

projekt LIFE+ (Weijters et al., 2014). Mým úkolem v tomto projektu bylo analyzovat stav společenstva hlístic na pokusných plochách a interpretovat úspěch či neúspěch navržených technik.

### 1.1. Cíle práce

- monitorovat vývoj nově vznikajících vřesovišť na suchých i vlhkých stanovištích pomocí identifikace složení společenstva půdních hlístic,
- posoudit vývoj půd na vřesovištích pomocí analýzy společenstva.

### 1.2. Hypotézy

1. Obnova společenstev na vlhkých vřesovištích bude probíhat rychleji než na suchých vřesovištích díky vyšším stresovým nárokům stanoviště, jimž se přizpůsobí jen menší množství organismů; dosažení diverzity podobné původním vřesovištím bude tedy jednodušší.
2. Vývoj vřesovištního společenstva bude urychlen přidáním drnů z původního vřesoviště a acidifikací půdy.

## 2. Literární přehled

### 2.1. Charakteristika vřesovišť

Jako vřesoviště jsou označovány otevřená polopřirozená stanoviště s dominantními křovinami čeledi *Ericaceae* (Obr. 1, Rode, 2003). V rámci vnitrozemských podmínek určující vodní režim v půdě se zformovala vřesoviště dvojího typu: suchá a vlhká (Webb, 2002). Toto rozdělení jsem vzala za své i já a používám jej nadále ve své práci.



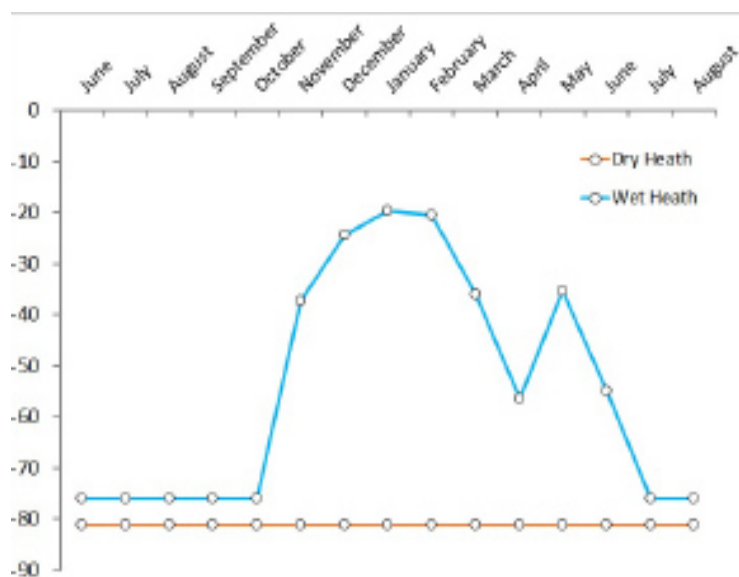
Obr. 1: Vřesoviště v národním parku Dwingelderveld. Autor: Jaroslav Kukla.

Suchá vřesoviště náleží do asociace *Genisto anglicae-Callunetum* s typickým zastoupením vřesu *Calluna vulgaris* (L.) Hull. Na rozdíl od vlhkých vřesovišť, kde mají velkou pokryvnost mechy a játrovky, se zde vyskytují hojně trávy, zejména metlička křivolaká *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., která se spolu s bezkolencem modrým *Molinia caerulea* (L.) rozšířila na nizozemských vřesovištích náledkem opuštění managementu (Pywell et al., 1995). Charakteristickými rostlinami jsou také ostřice kulonosná *Carex pilulifera* (L.), rostlina z čeledi bobovitých krušina *Genista pilosa* (L.) nebo *Genista anglica*

(L.), (Janssen a Schaminée, 2003). Od poloviny minulého století zde, pravděpodobně vlivem acidifikace a eutrofizace z atmosférické depozice, došlo k rapidnímu poklesu druhové diverzity (Roelofs et al., 1996).

Vlhká vřesoviště spadají do asociace *Ericetum tetralicis*, kde je dominantním druhem vřesovec *Erica tetralix* (L.) (de Smidt, 1979; Nienartowicz a Kunz, 2003). Mezi další rostliny typické pro vlhké vřesoviště patří rosnatka *Drosera intermedia* (Hayne), sítina kostrbatá *Juncus squarrosus* (L.) a suchopýrek trstnatý *Trichophorum cespitosum* (L.) Hartm. (Janssen a Schaminée, 2003). I na vlhkých vřesovištích došlo k redukci druhů vlivem atmosférické depozice (Roelofs et al., 1996).

Tato stanoviště mají vysokou hladinu podzemní vody, výška ovšem během roku kolísá v závislosti na klimatických podmínkách (Obr. 2). Hladina podzemní vody se mění v průběhu roku průměrně o 0,5 m, kdy v zimních měsících dosahuje až k povrchu půdy. Za disturbance zde z velké míry zodpovídají herbivoři nebo požáry (Allison a Ausden, 2004).



Obr. 2: Hladina podzemní vody v cm pod povrchem půdy na suchých a vlhkých vřesovištích. Měřeno v 6/2013, převzato z Weijters et al. (2014).

## 2.2. Historický vývoj vřesovišť

Aby bylo možné lépe pochopit a uchopit obnovu vřesovišť, o kterou se snažíme v dnešní době, je velmi užitečné znát historii vzniku těchto specifických habitatů v Nizozemsku. Za původní vegetaci v těchto podmínkách můžeme považovat rozsáhlé lesní porosty (Gimingham a de Smidt, 1983; Prosch-Danielsen a Simonsen, 2000). Přeměna lesů na vřesoviště spadá do období cca kolem roku 2500 př. n. l. (Aerts a Heil, 1993), resp. první etapa jejich rozvoje probíhala od roku 4000 př. n. l. (Prosch-Danielsen a Simonsen, 2000).

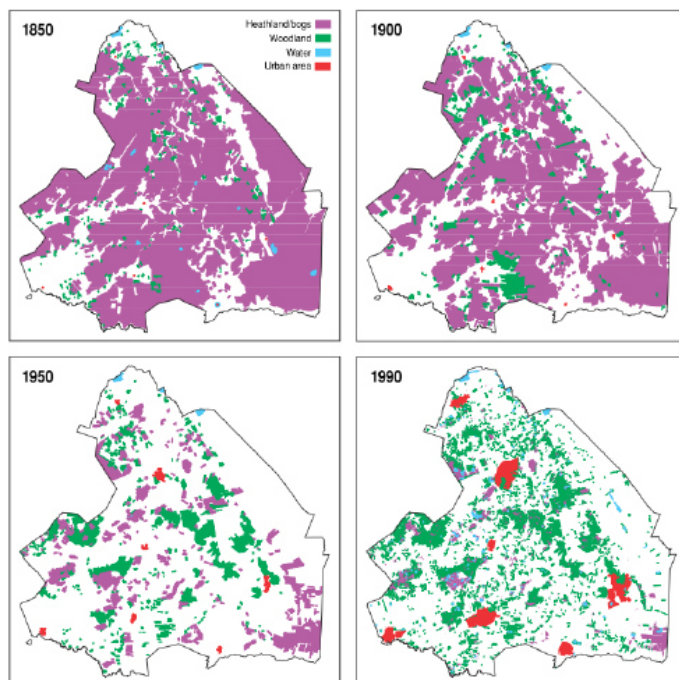
Kočovní zemědělci vytrhávali drny a keřky a vypalovali krajinu, aby zde dočasně založili malá políčka. Ta po vyčerpání živin na chudých substrátech zase opustili a posunuli se dále. Po opuštění se krajina změnila zpět na keřové a lesní porosty. Na některých opuštěných plochách se však pásł dobytek a tak se zde mohla rozvinout první vřesoviště, případně louky na úživnějších plochách (Aerts a Heil, 1993).

V dobách starověkého Říma docházelo ke stěhování a tento způsob využívání krajiny byl opuštěn. V důsledku trvalého osidlování ve středověku se rozmohlo kácení lesů na stavbu domů, což zapříčinilo další etapu rozvoje vřesovišť. Změna nastala s rostoucí populací, kdy dosavadní systém obhospodařování přestal stačit. Vřesoviště získala nový význam, protože sloužila jako podpůrná plocha pro obhospodařování polí, která obklopovala (Alonso, 2003). Díky tomu, že tehdejší farmáři vypalovali a vytrhávali drny, které následně míchali s trusem a používali jako hnojivo, se během času vytvořil na vřesovištích rovnovážný stav mezi přirozenou sukcesí a disturbancí způsobenou lidskou činností (Webb, 1998). Vzhledem k oligotrofii podloží nebylo možné dlouhodobě zemědělsky obhospodařovat pole, což mělo za následek jejich opuštění a větší rozmach vřesovištních společenstev obklopených travnatými ostrůvky (Aerts a Heil, 1993).

Naopak prudký zánik vřesovišť nastal v dvacátém století s nástupem umělých hnojiv. Protože se stala finančně dostupnými a byla vyráběna ve velkém množství, mohli zemědělci přeměňovat vřesoviště na obdělávanou půdu. Podíl na zmenšení jejich plochy má také urbanistický rozvoj nebo vysazení jehličnanových monokultur (English Nature, 2002). Rapidní úbytek plochy vřesovišť je patrný na Obr. 3.



Tato zkrácená historie se odráží i v dnešních rekultivačních technikách, které byly dosud aplikovány a kterými se budu zabývat v následujících kapitole.



Obr. 3: Změna využívání krajiny v provincii Drenthe. Převzato z Weijters et al. (2014).

### 2.3. Současná vřesoviště a jejich ekologické faktory

Dnešní vřesoviště jsou povětšinou v rámci národních parků nebo vojenských újezdů a k obnově dochází z potřeby zvýšení biodiverzity či z historických důvodů. Problémem současných vřesovišť je bezesporu izolovanost uprostřed intenzivně zemědělsky obdělávané krajiny, atmosférická depozice N či globální změna klimatu (Aerts a Heil, 1993). V rámci zachování a udržitelnosti těchto oligotrofních habitatů by bylo třeba zachovat současně se samotnými plochami s dominujícím vřesem také okrajové travnaté ostrůvky, jež bývaly historicky součástí tradičního managementu vřesovišť (Webb, 2002). Postrádáme-li některou z podmínek zachování daného procesu, projeví se to narušením funkcí celého ekosystému. Specifické problémy, na něž narážíme při přeměně zemědělské půdy na oligotrofní vřesoviště jsou:

- a) obsah vody v obdělávané půdě je mnohem nižší, než je potřebná úroveň pro cílovou vegetaci

- b) aby mohla být půda produktivní, bylo třeba ji v minulosti alkalizovat, typicky vápněním
- c) zvýšením pH půdy se staly dostupnější živiny (hlavně dusík a fosfor), čímž se stala eutrofizovanou
- d) téměř vždy zde chybí zdroj cílové vegetace, zejména jde-li o intenzivně využívanou půdu
- e) přeměňovaná organická hmota v zemědělské krajině má jinou povahu než na vřesovištích (Weijters et al., 2014).

V případě dodnes zachovaných vřesovišť, jsou tato vřesoviště většinou chráněna a jejich další existence je podmíněna aplikací periodických zásahů vedoucích ke stále probíhající sukcesi. Mezi tyto zásahy patří odstraňování drnů, vypalování, spásání a odstraňování náletových stromů (Keienburg a Prüter, 2003; Rode, 2003; Weijters et al., 2014).

## 2.4. Obnova vřesovišť

### 2.4.1. Odběr horní vrstvy půdy – *topsoil removal*

Ačkoli naprosto nejúčinnějším nástrojem pro navrácení vřesovišť do nizozemské krajiny by se logicky mělo stát opětovné zavedení tradičních kultivačních technik, z časových a ekonomických důvodů jsme nuceni tuto myšlenku zavrhnout a zvolit jiné metody využívající možnosti dnešní vyspělé techniky a nových poznatků.

Pod anglickým názvem *topsoil removal* se ukrývá rekultivační technika, která je sice nejnákladnější, ale zároveň nejúčinnější ve schopnosti posunout vývoj bývalé zemědělské (tedy na živiny bohaté) oblasti směrem k oligotrofním vřesovištím (Frouz et al., 2009). Jedná se o kompletní odebrání horní vrstvy půdy a rozsah odebrané půdy se obvykle řídí množstvím nežádoucích živin naměřených na ploše, mezi něž patří zejména dostupný fosfor ve formě fosfátů (Smolders et al., 2006), draslík, vápník, dusík ve formě dusičnanů a amoniaku a uhlík (měřeno buď jako organická hmota nebo celkový uhlík v půdě); (Allison a Ausden, 2004; Frouz et al., 2009; Verhoeven et al., 1996).

Půda může být odebrána buď celá, nebo jen částečně. Při druhém zmiňovaném způsobu se odebere pouze horních 10-15 cm, živiny se ovšem neodstraní úplně a rychleji se obnoví dostupnost dusíku. Ekonomicky náročnější, ale zato trvalejší cestou je odběr živin až na minerální vrstvu (typicky kolem 50 cm hluboko), kdy je možno zajistit oligotrofní podmínky minimálně na deset let (Frouz et al., 2009). Topsoil removal se sice vcelku úspěšně vypořádá s eutrofií stanoviště (např. studie Aerts et al., 1995), neovlivní ovšem kyselost půdy (Diaz et al., 2008), která je pro růst vřesů stejně nezbytná – z důvodu vyloučení kompetice trav, proto se v rámci rekultivace vřesovišť zavádí ještě jedna technika – okyselování substrátu.

#### *2.4.2. Acidifikace půdy*

Okyselení půdy je důležité pro zajištění nízkého pH, které je pak optimální pro udržení vřesovištních společenstev. Vlhká i suchá vřesoviště se rozvíjí na kyselých substrátech s nízkým pH v rozmezí mezi 3,8 až 5 (Aerts a Heil, 1993; Runhaar et al., 2009). Existuje mnoho studií, které pro snížení pH při obnově vřesovišť zvolily přidání síry (Diaz et al., 2011; Ford a Williams, 1994; Owen a Marrs, 2001; Owen et al., 1999, 1996). Diazová et al. (2008) zjistili, že rostlinné společenstvo na pokusných polích s aplikovanou elementární sírou je svým složením nejvíce podobné společenstvu původních vřesovišť. Další sloučeniny síry jako síran železnatý ( $\text{FeSO}_4$ ) či síran železitý ( $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$ ) nesnížily pH na dostatečnou úroveň, byť zredukovaly obsah fosforu v půdě (Diaz et al., 2008; Tibbett a Diaz, 2005). Alternativní způsob acidifikace půdy zkoumaný v minulosti např. pomocí borovicové štěpky nebyl vhodný při požadavku okyselení velkého rozsahu a kaprad'ový opad zase nezabránil růstu plevelu (trav), jenž je silným kompetitorem vřesů (Owen et al., 1999).

#### *2.4.3. Zdroj rostlinného materiálu*

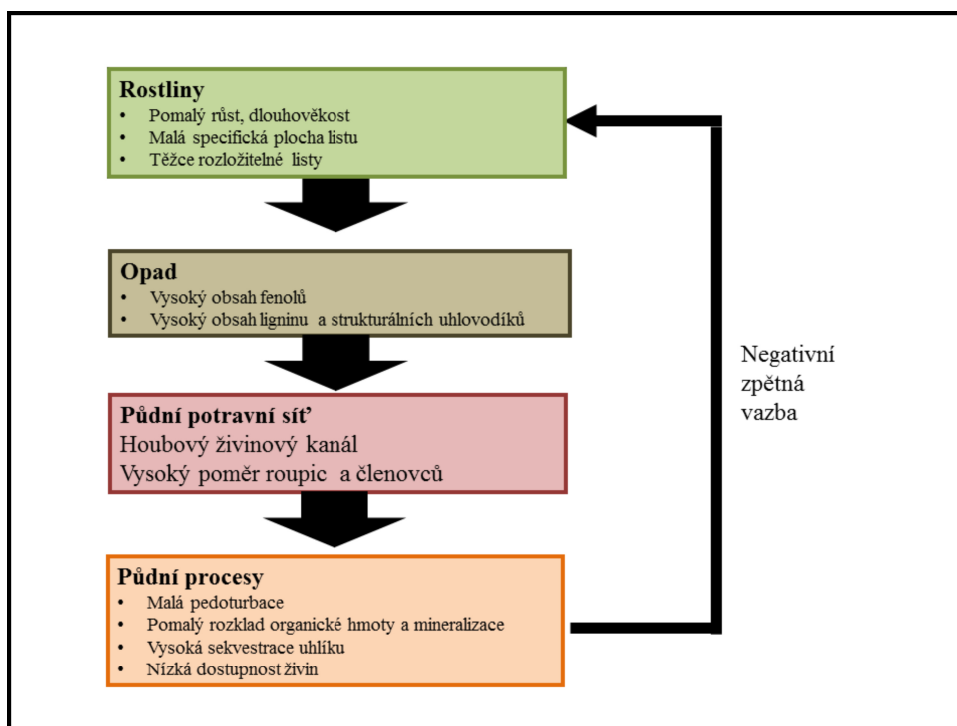
Kromě úpravy abiotických podmínek probraných výše je dalším z faktorů ovlivňujících úspěšnost obnovení vřesovištních habitatů také přítomnost rostlinného materiálu, který obsahuje části rostlin nebo ještě lépe semena cílových rostlin (Kirmer et al., 2008; Verhagen et al., 2001). Semenná banka vřesovišť v půdě se vyskytuje v 95% zastoupení až do hloubky 50 mm (Pywell et al., 1995), kde může vytrvat a stát se významným zdrojem pro obnovení vřesovišť a i při zemědělské kultivaci zde vydrží semena 10 let, pod jehličnanovou výsadbou

až 13 let (Webb, 2002). Kirmerová et al. (2008) zjistili, že pro kolonizaci v rámci primární sukcese jsou vhodné velké plochy s malým obsahem živin a disperzi semen nejvíce ovlivňují rostliny do vzdálenosti 17 km. Komplikací může být existence tzv. efektu priority: druhy, které přijdou na plochu nejdříve, mohou zamezit šíření dalších druhů (Körner et al., 2008; Palmer, 1997). Dalším procesem, který probíhá na rozhraní nadzemní a podzemní složky a může se uplatňovat v průběhu sukcese, je tzv. „carry-over“ efekt (Bartelt-Ryser et al., 2005), volně přeloženo jako přenosový. Popisuje jev – „paměť půdy“, kdy reakce spuštěná rostlinou přetrvává v půdě ještě nějakou dobu po té, co se již rostlina na svém stanovišti nevyskytuje. Proto je snahou ochranářů urychlit uchycení cílových druhů, k čemuž se v praxi využívá přenos semen či vegetativních částí z původních, neporušených stanovišť. Hölzel a Otte (2003) zjistili, že při dodržení čerstvosti materiálu a zajištění optimálních podmínek je metoda introdukce rostlinného materiálu velmi účinná (po čtyřech letech se uchytilo 82 % z přeneseného materiálu), s čímž souhlasí i Kiehllová et al. (2010). Přesto se však složení rekultivovaných vřesovišť může lišit od složení zdrojových ploch v různé míře, např. v závislosti na vodním režimu půd (Pywell et al., 1995; Webb, 2002).

Destrukce zdrojových, často velmi cenných původních stanovišť je dalším negativním důsledkem přenosu drnů (Pywell et al., 1995), v menší míře i odběru částí rostlin z původních stanovišť (Webb, 2002).

## 2.5. Půdní fauna

Diverzita organismů v půdě je obrovská: v 1 g můžeme nalézt pět až deset tisíc druhů mikroorganismů (Wardle et al., 2004) a ty hrají významnou roli pro fungování a vývoj nadzemní složky celého habitatu. Schéma vzájemného působení je na Obr. 4. Zde je popsán princip negativní zpětné vazby z půdy – bottom-up efekt uplatňovaný na nízkoproduktivních habitatech. Naproti tomu symbiózu reprezentují např. mykorrhizní houby poskytující fosfor či dusík fixující bakterie na kořenech rostlin (Weijters et al., 2014)



Obr. 4: Schéma nadzemní a podzemní složky společenstva s nízkou produkcí. Upraveno dle Wardle (2004).

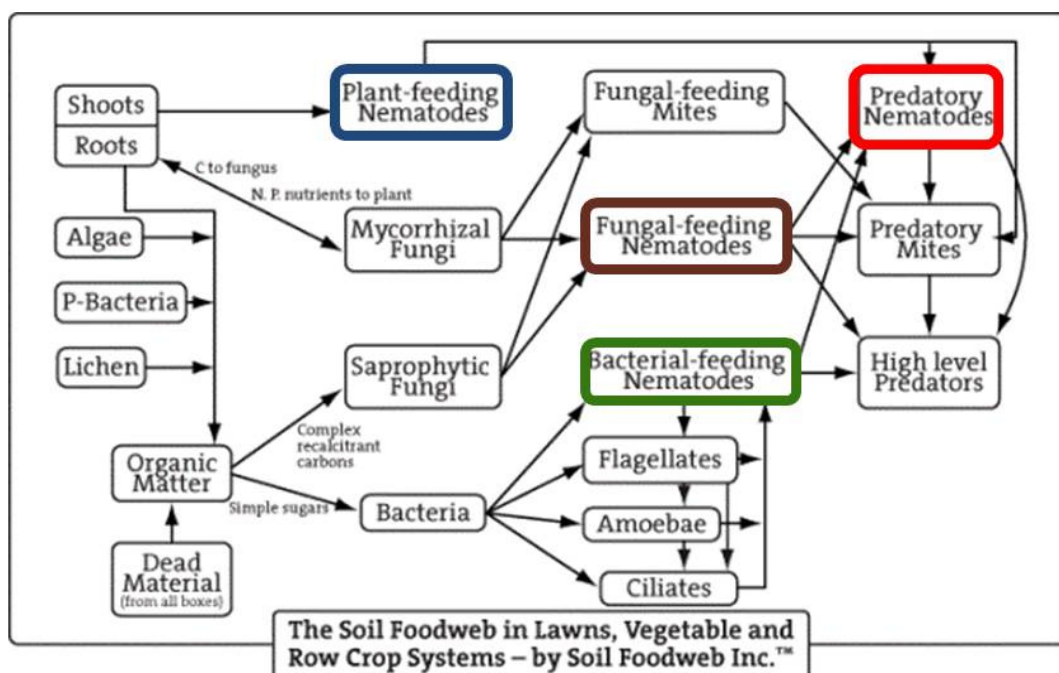
Hlavní způsob, jak rostliny manipulují s půdní potravní sítí, je pomocí kvality a množství organické hmoty zakomponovávané zpět do půdy (opad a kořenové exudáty). Bradford et al. (2002) prokázali v laboratorních podmínkách, že změna ve složení půdního společenstva znatelně ovlivňuje mikrobiální a kořenovou biomasu. Přiznává však současně, že aplikovatelnost těchto výsledků na terénní podmínky je značně omezená díky sterilitě a malé komplexnosti laboratorních podmínek. Dekompoziční potravní řetězec v půdě reguluje růst rostlin i nepřímo ovlivněním dostupnosti živin.

V systémech bohatých na živiny (pole, louky) mají v živinových kanálech převahu bakterie, které rozkládají organickou hmotu rychle. V takových půdách najdeme také velkou abundanci žížal a bakteriofágních hlístic a prvoků. Naproti tomu v živinově ochuzených systémech, mezi něž se řadí i vřesoviště, převládá pomalý houbový kanál, roztoči, členovci a mykofágní hlístice (Wardle et al., 2004). Jak se zvyšuje stádium sukcese, snižuje se počet organismů parazitujících na kořenech ve prospěch organismů účastnících se výměny energie v houbovém kanále.

Stále více se však vědecký výzkum zaměřuje na význam detritového (rozkladného) potravního řetězce a jeho vazby na nadzemní vegetaci, ve kterém je stále mnoho otazníků (Bardgett, 2005; Bardgett et al., 2005; Bradford et al., 2002; Wardle et al., 2004). Poslední výzkumy potvrdily, že můžeme hodnotit kvalitu půd pomocí mikrobiální složky (proto některé skupiny půdních organismů, např. hlístice, dnes slouží jako indikátory stavu půdy). Měli bychom být schopni s její pomocí určit stupeň degradace a prokázat vliv manipulace s pokusnými plochami v rámci obnovy ekosystému (Harris, 2003). Harris (2009) ovšem také konstatoval, že dle dosud známých výsledků není zcela jasné, zda manipulace s mikrobiální složkou půdy může ovlivnit, resp. urychlit sukcesí ekosystémů.

#### *2.5.1. Hlístice jako bioindikátory prostředí*

Hlístice (Nematoda) jsou spolu s prvoky nejpočetnějšími organismy půdní mikrofauny. Jejich přínos k půdním procesům je jak přímý (uvolňují amoniak), tak nepřímý (sžírání bakterií a hub, které stimuluje růst jejich společenstev; Neher, 2001). Vlastnosti jejich těl a umístění na několika úrovních v půdní trofické síti (Obr. 5) je činí vhodným nástrojem pro sestavení indexů hodnotících kvalitu půdního prostředí (Ferris et al., 2001).



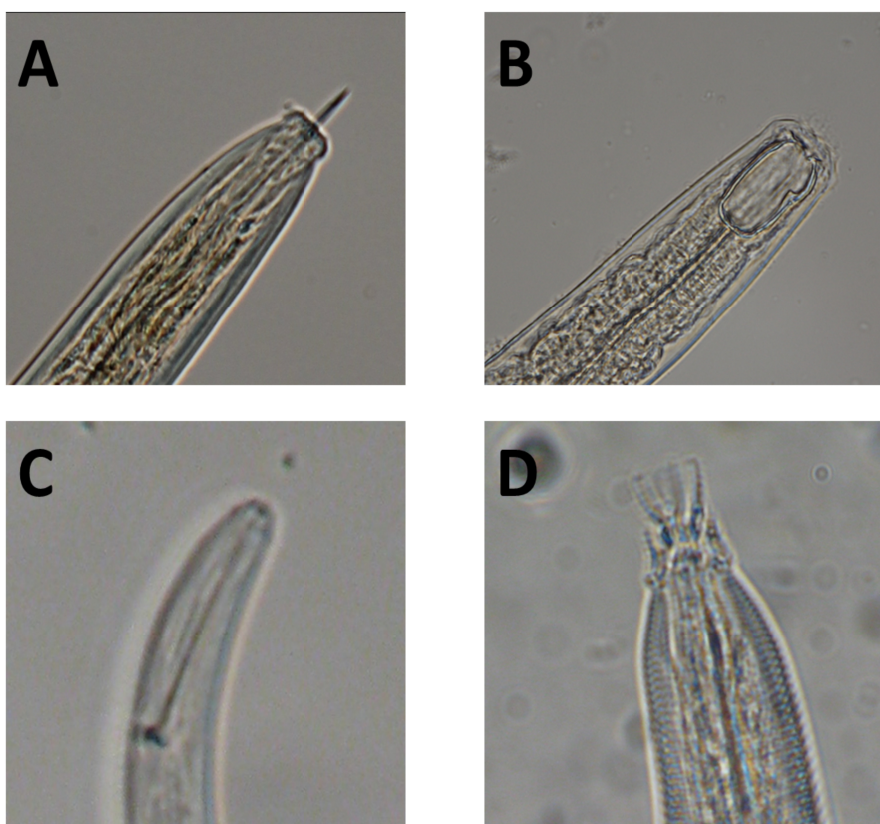
Obr. 5: Umístění hlístic v rámci tří úrovní půdní trofické sítě; rámečky: modrý - fytofágové, hnědý - mykofágové, zelený - bakteriofágové, červený - predátoři (upraveno z [www.kochana.com](http://www.kochana.com)).

Dokážeme-li interpretovat strukturu společenstva hlístic, budeme schopni zhodnotit stav půdy, dopad znečištění či jiných disturbancí a sledovat změny v půdní potravní síti (Bongers, 1999). Mezi vlastnosti, díky kterým jsou hlístice vhodnými indikačními organismy patří:

- výskyt ve všech ekosystémech, kde dochází k rozkladu organické hmoty
- velikost dospělých jedinců od 0,3 do 4 mm
- krátký generační cyklus (dny až týdny)
- rychlá reakce na změnu podmínek
- morfologická stavba odrážející potravní návyky (Obr. 6)

- permeabilní kutikula, která je v přímém kontaktu s půdní vodou
- relativně snadná izolovatelnost a určování do čeledí/rodů (Bongers, 1990).

Bezesporu na disturbance nejcitlivějšími skupinami hlístic jsou predátoři a omnifágové. Regulují počty dominantních druhů půdní mikrofauny a tím umožňují vyšší druhovou bohatost. Omnivoři pak šířením doplňují jiné trofické skupiny. Z toho lze vyvodit, že v měnících se (stresových) podmínkách je důležité zachovat vysokou míru diverzity, aby nedocházelo ke ztrátě živin (Bongers a Bongers, 1998).



Obr. 6: Ústní ústrojí charakteristické pro omnifágy (A), predátory (B), parazity rostlin (C) a bakteriofágy (D). Foto autor.

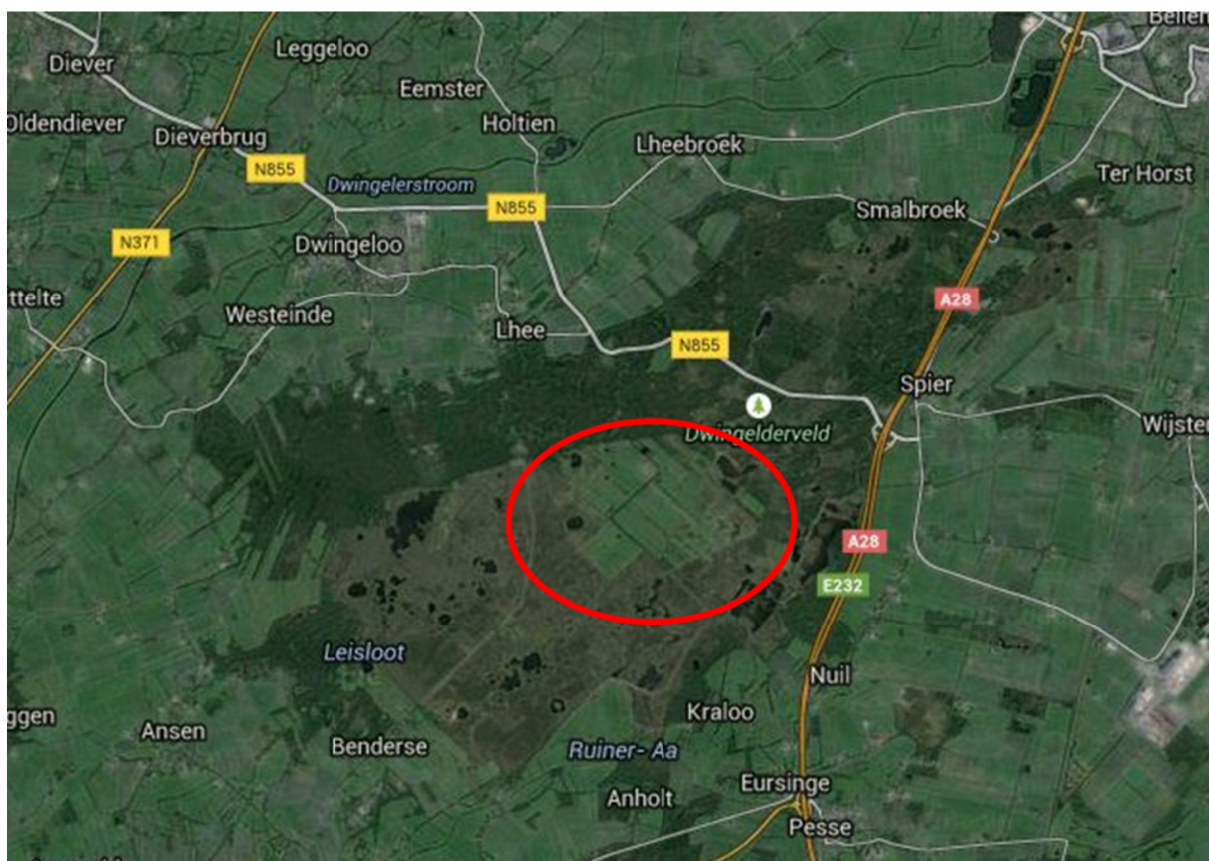
Indexy sestavené na základě analýzy hlísticového společenstva jsou popsány ve výpočtové části metodiky.



## 3. Metodika

### 3.1. Studované plochy

Předmětem studie byla rekultivovaná vřesoviště oblasti Noordenveld (Obr. 7) v provincii Drenthe (severovýchodní Nizozemí), jež jsou součástí národního parku Dwingelderveld o celkové rozloze 3700 ha. Vřesoviště, která se zde zachovala, jsou největšími v provincii. Tento park vyhlášený roku 1991 je součástí soustavy Natura 2000 pro evropsky významné lokality i ptáčích oblasti. Cílem rekultivace byly habitaty H-4010 – Severoatlantická vlhká vřesoviště a H-4030 – Evropská suchá vřesoviště (European Environmental Agency).



Obr. 7: Mapa NP Dwingelderveld, červeně vyznačená oblast Noordenveld (zdroj: [google.com/maps](https://www.google.com/maps)).

Pro půdu národního parku jsou typické pleistocénní písky a vysoká půdní vlhkost se zde vyskytuje díky moréně tvořené málo propustným jílem v podloží, svažující se směrem k jihu. Zde je její nadmořská výška asi 9 m. Na severozápadě a jihovýchodně je oblast ohraničena řekami Oude Vaart a Ruiner Aa a díky této charakteristické geomorfologii vznikla mozaika rašelinišť, slatinišť a vřesovišť (Weijters et al., 2014). Plochy určené pro rozvoj vřesovišť leží v nadmořské výšce cca 15 m n. m. a zaujímají rozlohu 107 ha (vlhká vřesoviště) a 103 ha (suchá). Pokusné plochy vlhkých vřesovišť leží cca o 80 cm níže než suchých.

Původně vytvořená vřesoviště a mokřady byly v minulosti odvodněny a přeměněny na intenzivně obdělávaná pole (Weijters et al., 2014). Toto intenzivní zemědělství ovlivnilo vodní režim v celém národním parku a docházelo zde k velkému vysychání a acidifikaci (Sosnová et al., 2011). Obnovení vlhkých vřesovišť by tedy mělo navrátit vodní režim v krajině do rovnováhy. Na pole byla hojně aplikována minerální hnojiva, následkem čehož došlo k eutrofizaci.

Takto živinami obohacená půda je nevhodná pro rozvoj oligotrofních vřesovišť, proto zde bylo provedeno odstranění horní vrstvy půdy (topsoil removal). Odebraná zemina byla použita na stavbu protihlukového valu při silnici A28, což by mělo přispět ke klidnému prostředí pro vzácné ptáky hnízdící na rekultivovaných plochách (Weijters et al., 2014). Hloubka odběru závisela na obsahu živin, zejména fosforu (Allison a Ausden, 2004).

### 3.2. Založení pokusů

V únoru 2011 byl proveden topsoil removal a následně se na vybraných plochách (Obr. 8) stanovilo 3 × 9 čtverců o velikosti 22 × 22 m na vlhkých vřesovištích (označení A, B, C 1-9) a stejný počet čtverců o velikosti 15 × 15 m na suchých (označení D, E, F 1-9) a náhodně jim bylo přiřazeno ošetření (viz Tab. 9 v příloze 1).



*Obr. 8: Pokusné plochy před jakýmkoli zásahem (vlevo), mechanizace použitá na odstranění půdy (uprostřed) a plochy po odstranění horní vrstvy půdy a vymezení čtverců (vpravo). Černé skvrny jsou pozůstatkem intenzivního zemědělství (převzato z Weijters et al., 2014).*

Podmínky na vřesovištích byly upraveny manipulací na dvou úrovních:

Úprava pH:

- jedna třetina ploch byla ošetřena elementární sírou pro snížení pH na úroveň typickou pro vřesoviště, tj. 3,8 – 5
- druhá třetina ploch byla vápněna přípravkem Dolokal (uhličitan hořečnatý –  $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$ ); očekává se, že na těchto plochách se začne vyvíjet společenstvo luk Nardo – Gallion
- poslední třetina byla ponechána bez jakékoli úpravy pH.

Dávkování bylo vypočteno podle chemických vlastností půdy a naměřených hodnot původních vřesovišť a je uvedeno v Tab. 1.

Inokulace organickým materiálem:

- na jednu třetinu čtverců bylo aplikováno seno sklizené z nedalekých, dosud zachovalých vřesovišť
- druhá třetina byla ošetřena rozprostřením směsi drnů (tj. hlíny a rostlinných částí) a vody (v tomto projektu nazýváno holandsky „plagsel“)
- zbývající třetina byla opět ponechána bez zásahu.

Vzniklo tedy 9 kombinací ošetření, které jsou kódovány v Tab. 2:

*Tab. 1: Dávkování aditiv na suchých a vlhkých vřesovištích, upraveno dle Weijtersové et al. (2014).*

	Suché vřesoviště	Vlhké vřesoviště
Okyselení	1500 kg/ha	1000 kg/ha
Vápnění	2000 kg/ha	3000 kg/ha
Kontrola	---	---

*Tab. 2: Kombinace zásahů a jejich kódy.*

Kód plochy	Úprava pH	Přídavek organického materiálu
AS	acidifikace	drny
AP	acidifikace	rostlinný materiál
A	acidifikace	---
LS	alkalizace	drny
LP	alkalizace	rostlinný materiál
L	alkalizace	---
CS	---	drny
CP	---	rostlinný materiál
C	---	---
G	Původní vřesoviště	

### 3.3. Odběr vzorků

Vzorky se odebíraly na vřesovištích vždy v listopadu v letech 2011, 2013 a 2014; samotný odběr byl proveden Kopeckého válečky (průměr 5 cm a 10 cm do hloubky). První odběr v roce 2011 byl za účelem kontroly proveden po odstranění horní vrstvy půdy ještě před aplikací ošetření. Za vzorek z jedné plochy byly považovány tři smíchané odběry válečky (Obr. 9). Takto bylo nasbíráno 27 vzorků z pokusných ploch + tři z vřesoviště označeného jako původní, na kterém se žádné zásahy neprováděly, obojí na suchém i vlhkém vřesovišti. Vzorky byly uloženy do označených mikrotenových sáčků, převezeny do České republiky a uloženy do lednice až do doby extrakce.

### 3.4. Zpracování vzorků a příprava mikroskopovacích preparátů

Před extrakcí bylo třeba vzorky zamíchat tak, aby byla zaručena co největší homogenita, ale zároveň nesmí být míchání moc destruktivní. Z takto homogenizovaného vzorku bylo odváženo 10 g na extrakci.

#### **Extrakce hlístic**

Extrakce proběhla modifikovanou metodou Baermannových nálevek dle Háněla (1995). Tento postup byl zvolen na základě mobility a tvaru hlístic, které projdou skrz síto (vhodně zvolenou membránu) do vodního sloupce a je tedy možno získat čirý roztok s hlísticemi usazenými na dně nádoby. Konkrétní rozdíly oproti původní metodice spočívají v použití jedné vrstvy toaletního papíru a skleněné epruvetě připevněné na konci silikonové hadice. Půdní vzorek o váze 10 g byl položen přímo na papír, který v kruhovém novodurovém rámu podepíral čtverec gázy cca 15 × 15 cm. K nálevce byla pomocí silikonové hadice (cca 7 cm) připojena epruveta o objemu 2 ml a ta zachycovala sedimentované hlístice na dně. Extrakce probíhala vždy 48 hodin, aby byl zajištěn co nejvyšší možný počet extrahovaných zvířat (Viglierchio a Schmitt, 1983). Dodržení jednotného času bylo klíčové, neboť díky různým pohybovým vlastnostem, různým životním cyklům a velikostem hlístic by mohlo dojít k nechtěné manipulaci se zastoupením hlístic ve společenstvu (Van Bezooijen, 2006).

Ačkoli se jako nejlepší způsob extrakce půdních hlístic jeví použití Oostenbrinkova elutriátoru (Van Bezooijen, 2006), Baermannovy nálevky jsou stále dostačující a rozšířenou

alternativou (např. Frouz et al., 2013a, 2013b; Háněl, 2010; Kuperman et al., 2013; Schlaghamerský et al., 2013; Zhao et al., 2015).

### **Fixace ve formaldehydu**

Po tom, co došlo k vyplavení hlístic, bylo třeba je zafixovat. K tomu byl použit 3,5–4% roztok formaldehydu. Při předchozích pokusech vyšla jako lepší alternativa fixace horkým formaldehydem (cca 90 °C), kdy těla hlístic projdou teplotním šokem, ale následným zchlazením studeným roztokem formaldehydu už nedojde k denaturaci bílkovin v těle. Takto ošetřené hlístice také s větší pravděpodobností zaujmou pozici charakteristickou pro daný rod (Van Bezooijen, 2006). Nakonec je třeba epruvety řádně uzavřít (budou-li se vzorky dále zpracovávat v blízké době, stačí parafínová krycí fólie, jinak je třeba lahvičky důkladně zazátkovat) a uložit do uzavíratelné nádoby. Formaldehydem zalité vzorky mohou být dále uchovávány nebo lze po 24 hodinách přistoupit k dalšímu kroku – prosvětlování. Všeobecně se ovšem doporučuje nechat hlístice ve formaldehydu ztvrdnout aspoň 2 týdny (Van Bezooijen, 2006).

### **Fixace v alkohol-glycerinovém roztoku**

Alkohol-glycerinový roztok (AG I) :

- 1 ml glycerinu
- 20 ml 96% ethanolu
- 79 ml destilované vody

Při tomto procesu dojde k prosvětlení obsahu střev hlístic glycerinem, čímž se zlepší viditelnost struktur jako jsou gonády. Vedlejším efektem je ovšem zhoršení odrazové schopnosti jiných struktur – styletu apod. Důležitější vlastnost poskytovaná AG I je dehydratace hlístic a jejich následné nasycení glycerinem. Takto ošetřená zvířata je již možné přenést do čistého glycerinu bez toho, aby se smrštila v důsledku nestejného osmotického tlaku. Vrstva alkoholu je důležitá pro výměnu molekul vody za etanol. Pomalým nasycením roztoku s hlísticemi alkoholem lze zabránit roztržení jejich těl v důsledku šoku.

Z epruvet s formaldehydem byl odsán roztok tak, aby na dně zbylo cca 1 cm tekutiny a epruveta byla doplněna pipetou s AG I po horní okraj. Otevřené epruvety se uložily do uzavíratelné nádoby s 96% etanolem a ponechaly se zde minimálně 24 hodin.

## **Přelití na hodinová skla**

Alkohol-glycerinový roztok II (AG II)

- 5 ml glycerinu
- 95ml 96% etanolu

Po uplynutí přiměřené doby je možné přelit obsah epruvety na čistá hodinová skla o průměru 10 cm a ponechat je k vyschnutí. Zafixované hlístice zůstanou obklopeny glycerinem z roztoků, takže nedojde k jejich vyschnutí a tudíž znehodnocení.

Z epruvety se opět mikropipetou odsál roztok a ponechalo se zde cca 1 cm na dně. Tento malý objem se zamíchal, aby se odlepily hlístice ode dna a byl přelit na označená hodinová skla. Vnitřek epruvety byl vystříkán stříkačkou s AG II a vylit na hodinové sklo s hlísticemi. To se opakovalo 3–5×. Hodinová skla se nechala vyschnout na vzduchu, což obvykle trvalo 24 až 48 hodin.

## **Vytvoření glycerinové linky**

Na hodinových sklech se v nejhlubší části vytvořila kapka z glycerinu, ve které byly zakoncentrovány hlístice z celého vzorku. Ty bylo již možné přenést na podložní skla ve formě tzv. glycerinových linek a prozkoumat pod mikroskopem.

Na okraje hodinových skel byl nanesen glycerin a manipulační jehlou setřen od krajů ke středu. Ze středové kapky byla poté přenesena malá část glycerinu plastovou pipetou s hladkými okraji na podložní sklo v tenké lince.

## **3.5. Mikroskopovací technika**

K prohlížení hlístic jsem využívala mikroskop Jenaval s objektivy o zvětšení 12,5×, 25× a 50× a okuláry o zvětšení 15×.

## **3.6. Analýza společenstva**

Hlavní literaturou, ze které jsem vycházela při identifikaci rodů, byl Bongers (1994) s anglicky přeloženým klíčem k určování Bongerse a van de Haara (1989), článek od

Yeatese et al. (1993) pro určování trofických skupin a doplňující články: Peña-Santiago a Ciobanu (2007) a další. V roce 2011 jsem určovala hlístice pouze do trofických skupin, v letech 2013 a 2014 do rodů, případně do čeledí.

### 3.6.1. Analýza dominance

Byla měřena početností rodů patřících do jednotlivých dominantních kategorií (Losos et al., 1985).

$Do = N_i / N \times 100$  (%),  $N_{i\text{je}}$  početnost i-tého taxonu,  $N$  je celková početnost ve vzorku

- eudominantní rody:  $Do \geq 10$  %
- dominantní rody:  $5 \% \leq Do < 10$  %
- subdominantní rody:  $2 \% \leq Do < 5$  %
- recentní rody:  $2 \% \geq Do > 1$  %
- eurecentní rody:  $1 \% \geq Do$

### 3.6.2. Shannon-Weaverův index

Pro hodnocení diverzity se používá Shannon-Weaverův index, vyšší hodnota znamená vyšší diverzitu. Předpoklady pro tento index jsou (i) náhodný výběr jedinců, (ii) přítomnost všech taxonů ve vzorku. Obvykle nabývá hodnot 1,5–4,5 a je citlivý na přítomnost vzácných taxonů ve vzorku (Neher, 2004). Jsou-li ve vzorku hlístice určeny čeledí (např. *Monhysteridae*) a k tomu některými z rodů, rozdělila jsem jedince z této čeledi podle proporce jedinců v jednotlivých rodech. Tento index se vypočte jako (Shannon, 1948):

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i, \text{ kde } p_i = \frac{n_i}{N}.$$

$S$  je celkový počet taxonů,  $n_i$  počet jedinců  $i$ -tého taxonu a  $N$  celkový počet jedinců.



### 3.6.3. Maturity Index (MI, $\Sigma$ MI, PPI)

#### **Maturity Index**

Maturity index (MI) je poměrně efektivní a široce používaný nástroj pro měření dopadu disturbancí ve struktuře půdního ekosystému a jeho zotavení. Zavedl jej Bongers (1990) a vypočítá se jako průměr hodnot taxonů na tzv. „colonizer-perzister“ (cp) škále vážený jejich frekvencí. Cp škála má pět kategorií (cp-1, cp-2, ..., cp-5) a je analogií r-K gradientu. Hlístice na dolní hranici cp škály se označují kolonizátoři (colonizers) a mají vlastnosti podobné rostlinným r-stratégům (*sensu lato*). Naproti tomu se na horní hranici škály nalézají perzistoři (persisters), jejichž ekologický profil odpovídá K-stratégům (*sensu lato*). Základ pro odlišení terminologie životních strategií u hlístic od klasicky pojímané r- a K-strategie položil již Parry (1981). Charakterizace extrémních forem na c-p škále je v Tab. 3. Obě skupiny cp-1 i cp-2 zahrnují oportunisty, avšak ve skupině cp-1 se nalézají oportunisti aktivní při živinovém obohacení půdy, zatímco pod skupinou cp-2 jsou obecní oportunisti, kteří žijí v téměř jakýchkoli podmínkách a na rozdíl od cp-1 nedokáží tvořit dormantní stádia (dauerlarvy) (Ettema a Bongers, 1993).

Tab. 3: Charakteristiky extrémních životních strategií na c-p škále.

Kolonizátoři	Perzistoři
Rapidní nárůst abundance v živinami obohaceném substrátu	Nikdy nepatří mezi dominantní druhy
Rychlá kolonizace nového území	Nízká schopnost kolonizace
Vysoká míra tolerance k disturbancím, eutrofizaci a anoxybióze	Vyskytují se v dlouhodobě stabilních ekosystémech
Krátký životní cyklus	Dlouhý životní cyklus
Objemné gonády produkují velký počet malých vajec, častá živorodost	Málo potomků, malé gonády a jedno velké vejce
Typická čeled': Rhabditidae, Panagrolaimidae, Diplogasteridae, Monhysteridae	Nygolaimidae, Thorneimatidae, Actinolaimidae, Discolaimidae
Schopnost tvorby dauerlarev a kryptobiosy	

MI v interpretaci doplňuje indexy dominance či diverzity, u kterých nejde o ekologické umístění taxonu. Čím větší mají ve společenstvu podíl kolonizátoři (z trofického hlediska např. bakteriofágové), tím je hodnota MI nižší. Naopak přítomnost predátorů nebo omnivorů hodnotu MI zvyšuje. S postupující sukcesí se hodnota MI snižuje, neboť dochází k uvolnění živin vlivem mineralizace, což vede k navýšení početnosti bakteriofágů (Bongers, 1990).

Tento index byl přepracován i na jiné charakteristické skupiny půdní fauny, např. Ruf (1998) jej aplikoval na predátorské roztoče, Wodarz et al. (1992) zase na základě MI vytvořili vážený index pro prvoky (WCI – Weighted Coenotic Index).

Základní vzorec pro MI a všechny indexy od něj odvozené je (Bongers, 1990).

$$MI = \frac{\sum_{i=1}^n v(i) \cdot a(i)}{\sum_{i=1}^n a(i)}, \text{ kde } v(i) \text{ je hodnota taxonu } i \text{ na c-p škále a } a(i) \text{ počet (frekvence}$$

výskytu) jedinců ve vzorku.

Kromě původního Maturity indexu (MI), existují ještě dvě modifikace: Sigma MI ( $\Sigma$ MI) (Wasilewska, 1994; Yeates, 1994) a Maturity index založený na hlísticích s cp hodnotami 2–5 (MI25; Bongers a Korthals, 1993). První jmenovaný index vznikl rozšířením MI o taxony herbivorní či parazitující na rostlinách. MI25 explicitně vylučuje z kalkulace taxony s cp hodnotou 1 (tedy oportunisty, schopné rychle reagovat na přídavek živin), je proto vhodný na hodnocení dlouhodobých změn v půdě a nepromítají se v něm takové události, jako je hnojení nebo orba. Po analýzách PPI (Plant Parasitic Index – MI aplikovaný na fytofágy) a rozložení funkčních skupin jsem zjistila, že hlístic ze skupiny cp1 je ve vzorcích z let 2013 a 2014 malé množství, stejně jako hlístic patřících mezi fytofágy, a tak jsem se na základě tohoto zjištění rozhodla pro  $\Sigma$ MI jako hlavní ukazatel stavu společenstva.

## **$\Sigma$ MI**

Tento index zahrnuje ve své kalkulaci všechny taxony včetně parazitických hlístic. Opírá se o myšlenku, že je nutné vzít do úvahy všechny hlístice ve vzorku, chceme-li dostat kompletní a celistvou informaci o stavu půdy v rámci disturbancí a „zdraví“ půdy (Yeates, 1994). Interpretace předpokládá, že po vpravení živin do půdy vzroste počet oportunistických bakterio- a mykofágů, zatímco fytofágové mohou zareagovat až s jistým zpožděním v okamžiku, kdy se vyšší dostupnost živin projeví nárůstem nadzemní biomasy rostlin. Pokles MI hodnot při obohacení se tedy později vyváží přítomností fytofágů s vyššími cp hodnotami.

## **Funkční skupiny**

V důsledku vývoje MI a jeho derivátů vznikl koncept funkčních skupin (functional guild), spojujících v sobě rozdělení hlístic dle morfologie a empirických studií na trofické skupiny a současně přiřazení c-p hodnot dle pozice v ekosystému (Bongers a Bongers, 1998; Bongers a Ferris, 1999). Příkladem funkční skupiny je Ba<sub>2</sub> – skupina bakteriofágů s cp hodnotou 2. Další funkční skupiny jsou uvedeny v Tab. 4. Spojení do funkčních skupin nezachycuje biologickou

variabilitu druhů, která by odrážela skutečnou funkci organismů v půdě, ale může pomoci při určení disturbancí ve společenstvu (Ferris et al., 2001). Na základě podobností svých vlastností byly všechny funkční skupiny rozděleny do tří různých komponent (Tab. 4) a doplněny vahami. Z těchto komponent se pak vypočítají bazální index (Basal Index - BI), index obohacení živinami (Enrichment index – EI) a strukturální index (Structural Index – SI). Tyto indexy přinášejí možnost, jak pomocí analýzy půdní fauny hodnotit živinový stav a strukturu půdy (Ferris et al., 2001).

*Tab. 4: Funkční skupiny tvořící bazální, obohacenou a strukturní komponentu a jejich váhy. Ba – bakteriofágové, Fu – mykofágové, Ca – predátoři, Om – mykofágové (upraveno dle Ferrise et al. (2001)).*

Komponenta	Složky	Váhy
Bazální	$b = (Ba_2 + Fu_2) * W_2$	$W_2 = 0,8$
Obohacená	$e = Ba_1 * W_1 + Fu_2 * W_2$	$W_1 = 3,2; W_2 = 0,8$
Strukturální	$s = Ba_n * W_n + Ca_n * W_n + Fu_n * W_n + Om_n * W_n$	$n = 3-5; W_3 = 1,8; W_4 = 3,2; W_5 = 5,0$

#### **Bazální index (Basal Index, BI)**

Basal index je indikátor půdní potravní sítě oslabené stresem nebo malou dostupností živin. Čím vyšší index, tím více hlístic asociovaných s přežitím ve stresových podmínkách bylo ve vzorku nalezeno. Rozdělení funkčních skupin do komponent  $b$ ,  $e$  a  $s$  jsou v Tab. 4).

$$BI = \frac{100 \cdot b}{e + s + b}$$

#### **Index obohacení živinami (Enrichment Index, EI)**

Enrichment index je měřítkem pro dostupnost živin. Vyšší hodnota EI indikuje vyšší množství dostupných živin v půdě.

$$EI = \frac{100 \cdot e}{e+b}$$

### **Index komplexity solečerstva (Structural Index, SI)**

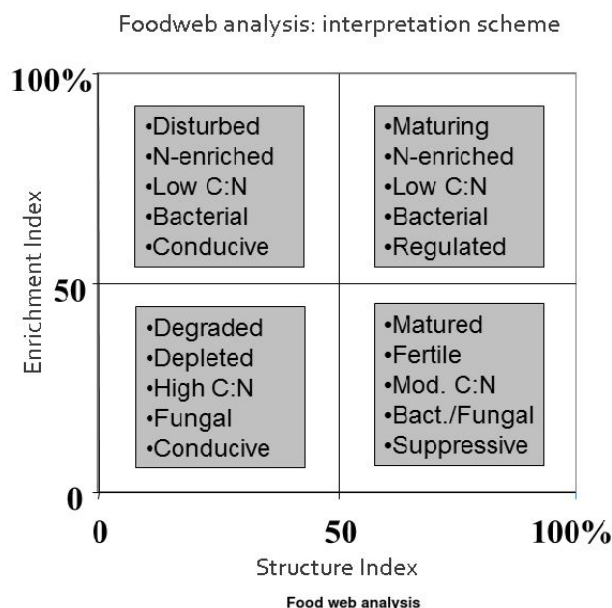
Lze jej interpretovat jako počet trofických vrstev a jejich potenciál pro regulaci oportunistů (zejména bakteriofágů). Indikuje také zotavování se z disturbancí. S postupujícím zotavováním hodnota indexu roste.

$$SI = \frac{100 \cdot s}{s+b}$$

V rámci grafického zpracování se dá EI a SI promítnout do kvadrátů, které reprezentují jednotlivé vlastnosti půdy (Obr. 9). Jiným způsobem grafického znázornění společenstva hlístic je cp trojúhelník, který zobrazuje relativní zastoupení cp-1, cp-2 a cp-3–5 skupin (de Goede et al., 1993; Ferris et al., 2001).

Výpočet indexů MI, ΣMI, PPI, BI, EI, SI jsem provedla ve statistickém nástroji NINJA (Sieriebriennikov et al., 2014), dostupného z webového rozhraní <https://sieriebriennikov.shinyapps.io/ninja/>.

Z výpočtů indexů jsem vyloučila dauerlarvy. Rod *Pristionchus* jsem dle Yeatse et al. (1993) určila jako bakteriofága a současně predátora, NINJA tuto potravní strategii shrnuje pod omnifágií. Toto rozdělení jsem přijala a dále jsem s ním nakládala jako s omnifágem.



Obr. 9: Interpretace grafu SI a EI, převzato z Sieriebriennikov et al. (2014).

### 3.7. Statistická analýza dat

#### 3.7.1. Testování rozdílnosti jednotlivých parametrů

Zjištěné rody, jejich abundace a proporce trofických skupin byly zaneseny do tabulky. Další zpracování bylo provedeno ve volně dostupném statistickém programu R Studio (R Core Team, 2013), a mnohorozměrné analýzy v programu CANOCO pro Windows ver. 5.03. Stejnost rozptylů v letech 2011, 2013 a 2014 mezi vlhkými a suchými vřesovišti byla testována F-testem, normalita dat pak Shapiro-Wilkovým testem. Vzhledem k zamítnutí nulové hypotézy jsem pro testování rozdílnosti suchých a vlhkých vřesovišť v jednotlivých letech zvolila Kolmogorovův-Smirnovův test jako alternativu dvouvýběrového t-testu.

Rozdíly v početnosti hlístic mezi jednotlivými ošetřeními zvláště pro suché a vlhké vřesoviště a vliv ošetření či vlhkostního režimu na složení společenstev jsem testovala jednorozměrnou analýzou variance (ANOVA). Jelikož nebyl splněn požadavek na normalitu dat ani reziduálů, jež jsem testovala diagnostickými modely, upravila jsem tedy data

odmocněním. Pro zjištění, která ošetření se od sebe navzájem odlišují, jsem zvolila mnohonásobné porovnání, tzv. Tukeyův test (Tukey HSD).

### *3.7.2. Metodika mnohorozměrné analýzy*

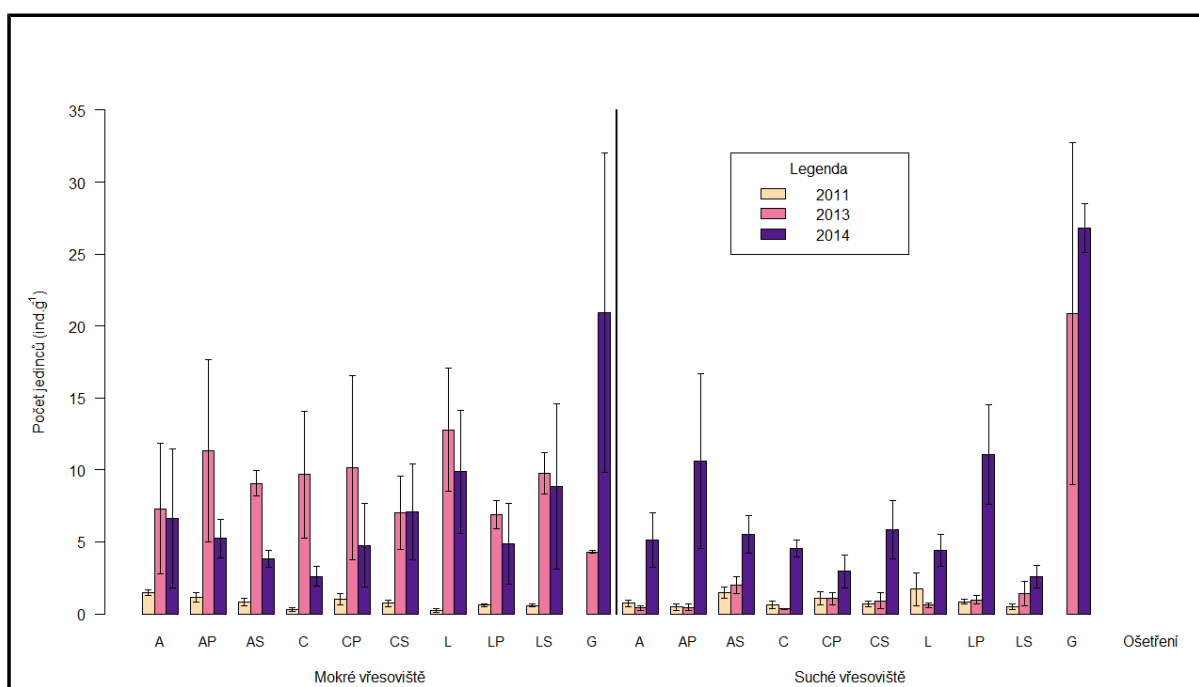
Při této analýze jsem se soustředila na vztah trofických skupin na ošetřeníech a nalezení hlavních gradientů, které distribuci trofických skupin ovlivňují. Prvním krokem byla transformace dat  $\ln(x+1)$ . Vzhledem k délce gradientů, které nepřesáhly hodnotu 2, jsem se rozhodla použít lineárních metod. Dále jsem pokračovala vypracováním analýzy hlavních komponent (PCA) pro roky 2011, 2013 i 2014 za účelem nestraného posouzení hlavních faktorů ovlivňujících společenstvo (Lepš a Šmilauer, 2000). Habitat, tedy náležitost plochy k suchému/vlhkému vřesovišti a kombinace různých ošetření byli promítnuti v PCA jako pasivní proměnné.

Dalším krokem byla aplikace redundační analýzy (RDA). Rozhodla jsem se pro dva druhy analýzy, jednu, kde byl vysvětlující proměnnou habitat (první hypotéza) a druhou, kde byl vysvětlující proměnnou ošetření (druhá hypotéza).

## 4. Výsledky

### 4.1. Celková početnost

Na Obr. 10 jsou graficky srovnány průměrné hodnoty početnosti na jednotlivých ošetřeních (počet jedinců (ind.) na g půdy) ve všech letech. Kompletní seznam nalezených taxonů, jejich trofických skupin a celkových abundancí je v Tab. 10, Tab. 11, Tab. 12, a Tab. 13 v Příloze 2.



Obr. 10: Graf průměrné abundance hlístic v jednotlivých letech. Úsečky představují SEM ( $n = 3$ ). D – suchá vřesoviště; W – vlhká vřesoviště, A – acidifikace; L – alkalizace; S – přidání drnů; P – přidání rostlinného materiálu, C – bez ošetření, G – původní vřesoviště.

V roce 2011 byla celková abundance 896 hlístic. U obou vlhkostních režimů byl počet jedinců na vzorek poměrně nízký (průměr  $8 \pm 4,93$  na vlhkých, resp.  $9 \pm 7,77$  na suchých vřesovištích). Analýza variance potvrdila, že mezi jednotlivými skupinami ploch nebyl statisticky významný rozdíl (Tab. 5). Toto zjištění bylo v souladu s naším očekáváním, jelikož vzorky byly odebrány v roce, kdy byla odstraněna vrchní vrstva půdy a nebyla zde ještě aplikována žádná ošetření. Sběr vzorků v tomto roce byl pouze informativní a získaná data



pro mě neměla velkou informační hodnotu, proto jsem tento rok v další analýze veskrze vynechávala.

Tab. 5: Výsledky analýzy variance pro celkové početnosti ošetřeníů. Df – stupně volnosti; n. s. – nesignifikantní výsledek.

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F-hodnota	p-hodnota
<b>ošetření</b>	8	24,825	3,1031	0,2738	n. s.
<b>Reziduály</b>	18	204,022	11,3346		

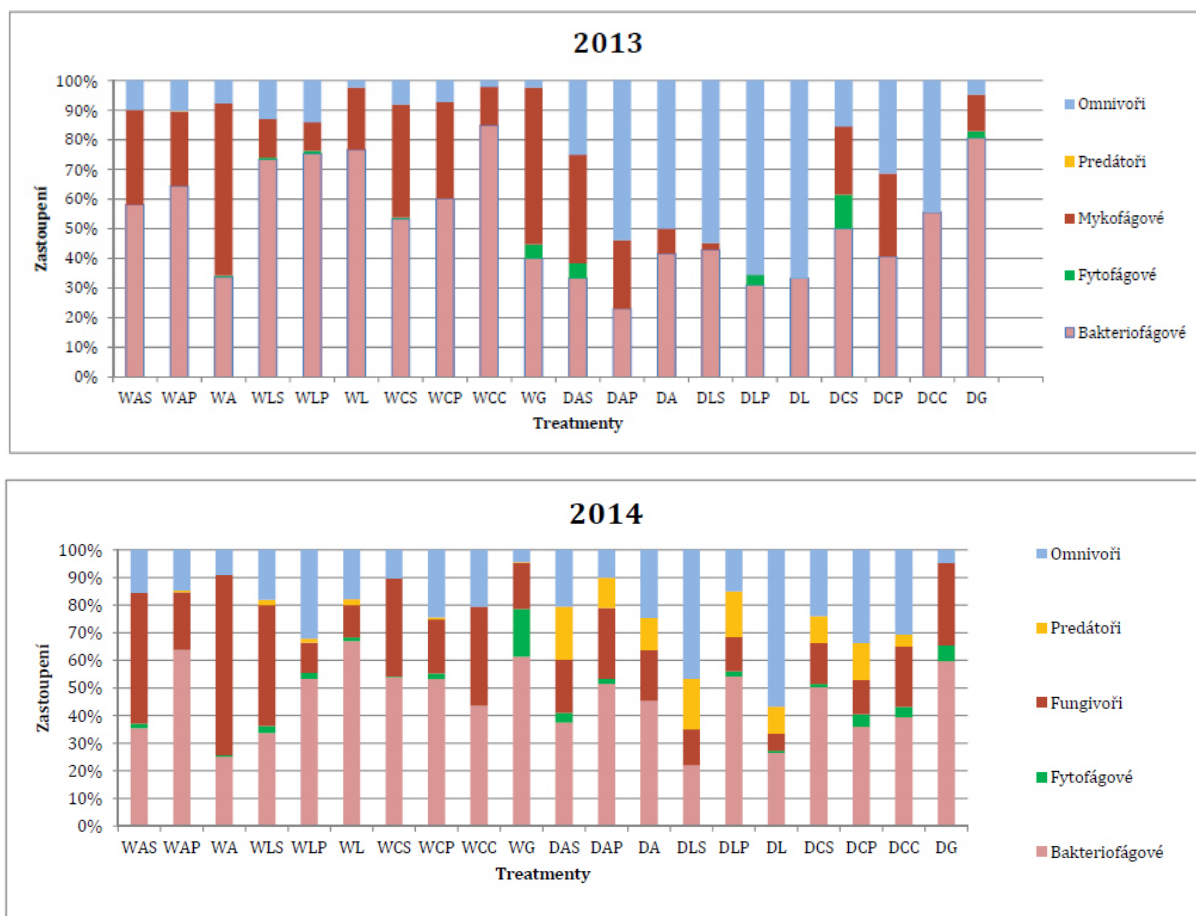
V roce 2013 bylo na pokusných plochách na vlhkých vřesovištích nalezeno celkově 2518 jedinců, početnost však kolísala mezi jednotlivými plochami (průměrně 93/10 g půdy, min. 23, max. 237). Na původních vřesovištích jsem našla průměrně 43 jedinců ve vzorku. Naproti tomu se počty hlístic na suchých vřesovištích o mnoho nelišily od roku 2011, průměrná abundance byla 9 jedinců (min. 0, max. 31). Na původních suchých vřesovištích jsem ten rok našla průměrně 209 jedinců. Ani v roce 2013 nebyl nalezen statisticky významný efekt ošetření (ANOVA) ani u vlhkých ani u suchých vřesovišť. Statisticky vyšší byly abundance na vlhkých oproti suchým pokusným plochám (Kolmogorov-Smirnov,  $p < 0,05$ ).

V roce 2014 se již srovnal rozdíl z roku 2013 mezi suchými a vlhkými vřesovišti (Kolmogorov-Smirnov,  $p > 0,05$ ), byť i zde bylo kolísání mezi jednotlivými plochami značné. Ani v tomto roce ANOVA neprokázala rozdíl mezi ošetřeními. Průměrné hodnoty byly 60 jedinců na vlhkých vřesovištích (min. 9, max. 200) a 59 jedinců na suchých vřesovištích (min. 16, max. 224). Průměrná abundance původního vlhkého vřesoviště byla 209 jedinců a na suchém vřesovišti jsem našla průměrně 268 jedinců.

## 4.2. Trofické skupiny

Relativní zastoupení trofických skupin pro roky 2013 a 2014 je znázorněno na Obr. 11. V roce 2013 tvořili na vlhkých vřesovištích nejvíce zastoupenou trofickou skupinu bakteriofágové, průměrně 64,5 %, což je více než jejich proporce na původním vřesovišti (Tab. 6). Dominoval zde rod *Plectus*, ostatně jako na většině ostatních ošetřeních. Mykofágové tvořili v průměru

26,9 % nalezených hlístic, ale patří mezi ně i druhý nejčastější rod, *Aphelenchoides* (Tab. 7). Na suchých vřesovištích ovšem byli (navzdory celkově nízkým počtům) četnější omnifágové, s průměrným zastoupením 45,2 %, což je výrazně více než na původním suchém vřesovišti. Naopak predátoři se zde téměř vůbec nevyskytovali (< 1 %).



Obr. 11: Průměrná relativní zastoupení trofických skupin v letech 2013 (nahore) a 2014 (dole). D – suchá vřesoviště; W – vlhká vřesoviště, A – acidifikace; L – alkalizace; S – přidání drnů; P – přidání rostlinného materiálu, C – bez ošetření, G – původní vřesoviště.

Ze suchých stanovišť byla průměrný diverzita nejvyšší na původním vřesovišti (Obr. 12). Na vlhkých vřesovištích byl index diverzity vyšší jen u vápněných ploch s přidavkem drnů. U obou vlhkostních režimů byla nejnižší diverzita na kontrolních plochách bez ošetření.

Skupina bakteriofágů a mykofágů byla ovlivněná vlhkostním režimem (habitatem); (ANOVA,  $p < 0,01$ ; Tab. 8) – bakteriofágové a mykofágové byli hojnější na vlhkých vřesovištích.

Tab. 6: Průměrné relativní zastoupení trofických skupin na původních vřesovištích (%).

Rok	Vlhkostní režim	Trofické skupiny				
		Bakteriofágové	Fytofágové	Mykofágové	Predátoři	Omnifágové
2013	vlhká	40,0	4,7	52,9	0,0	2,6
	suchá	80,7	2,2	12,3	0,0	4,8
2014	vlhká	61,3	17,2	16,7	0,3	4,5
	suchá	59,7	5,7	29,8	0,0	4,7

V roce 2014 měli největší zastoupení na pokusných plochách na vlhkých vřesovištích opět bakteriofágové (průměrně 47,6 %), druhou nejpočetnější trofickou skupinou byli mykofágové (prům. 32,4 %) a omnifágové s průměrným zastoupením 18,8 %, což je cca 4× více než na původním vřesovišti (Tab. 6). Eudominantními rody jsou zde opět *Plectus* a *Aphelenchoides*, ale na původním vlhkém vřesovišti jsem zjistila také vyšší počet bakteriofága rodu *Prismatolaimus*, charakteristického pro trvale zamokřené půdy. Zjistila jsem zde také vyšší zastoupení herbivorních hlístic, což se projevilo na dominanci rodu *Helicotylenchus*, patřící mezi parazity rostlin (viz Tab. 7).

Tab. 7: Srovnání průměrné abundance (ind./10g půdy) **eudominantních (tučně)**, dominantních a subdominantních subrecentních (kurzívou) rodů na pokusných plochách (ošetřeni) a původních vřesovištích. Ceph. – Cephalobidae; Plect. – Plectidae; Aphdidae – Aphelenchoididae; Aporc. – Aporcelaimidae; Monon. – Mononchidae; Quads. – Quadsinematidae; Monh. – Monhysteridae; Tyl. – Tylenchidae; Hopl. – Hoplolaimidae; Terat. – Teratocephalidae; Prism. - Pristomatolaimidae; Rhabdo. - Rhabdolaimidae. B – bakteriofág; M – mykofág; O – omnifág; F – fytofág.

	2013				2014			
	Vlhká		Suchá		Vlhká		Suchá	
	Treatmenty	Původní	Treatmenty	Původní	Treatmenty	Původní	Treatmenty	Původní
<i>Acrobeloides</i> (Ceph.) B	2,8	6,0	0,8	3,7	3,7	8,3	2,6	53,3
<i>Anaplectus</i> (Plect.) - B	---	---	---	---	3,5	---	2,7	---
<i>Aphelenchoides</i> (Aphdidae) - M	23,1	17,5	1,4	2,8	17,7	16,7	9,6	58,0
<i>Aporcelaimellus</i> (Aporc.) - O	3,7	---	2,4	3,7	5,1	---	6,6	---
<i>Clarkus</i> (Monon.) - P	0,9	---	---	---	0,6	0,3	5,6	---
<i>Eucephalobus</i> (Ceph.) - B	5,9	0,5	0,2	1,1	1,7	1,7	1,3	15,0
<i>Eudorylaimus</i> (Quads.) - O	1,1	---	1,1	1,8	3,1	9,3	4,4	11,0
<i>Eumonhystera</i> (Monh.) - B	2,4	---	0,1	0,2	0,1	0,7	3,0	1,0
<i>Filenchus</i> (Tyl.) - M	1,1	5,0	0,1	1,8	0,9	12,7	0,3	14,7
<i>Helicotylenchus</i> (Hopl.) - F	0,1	0,5	0,1	0,1	0,3	16,3	0,5	0,0
<i>Metateratocephalus</i> (Terat.) - B	0,1	0,5	---	1,5	0,5	5,7	0,1	19,7
<i>Plectus</i> (Plec.) - B	38,4	4,5	1,5	12,5	7,6	38,0	10,3	21,7
<i>Pristomatolaimus</i> (Prism.) - B	4,6	4,0	0,1	1,7	1,6	23,0	1,3	12,0
<i>Rhabdolaimus</i> (Rhabdo.) - B	0,1	0,5	---	0,1	4,2	9,3	0,2	1,3

Tab. 8: Výsledky analýzy variancí pro vybrané trofické skupiny v roce 2014. Df – stupně volnosti; n. s. – nesignifikantní rozdíl; B – bakteriofágové; M – mykofágové; P – predátoři.

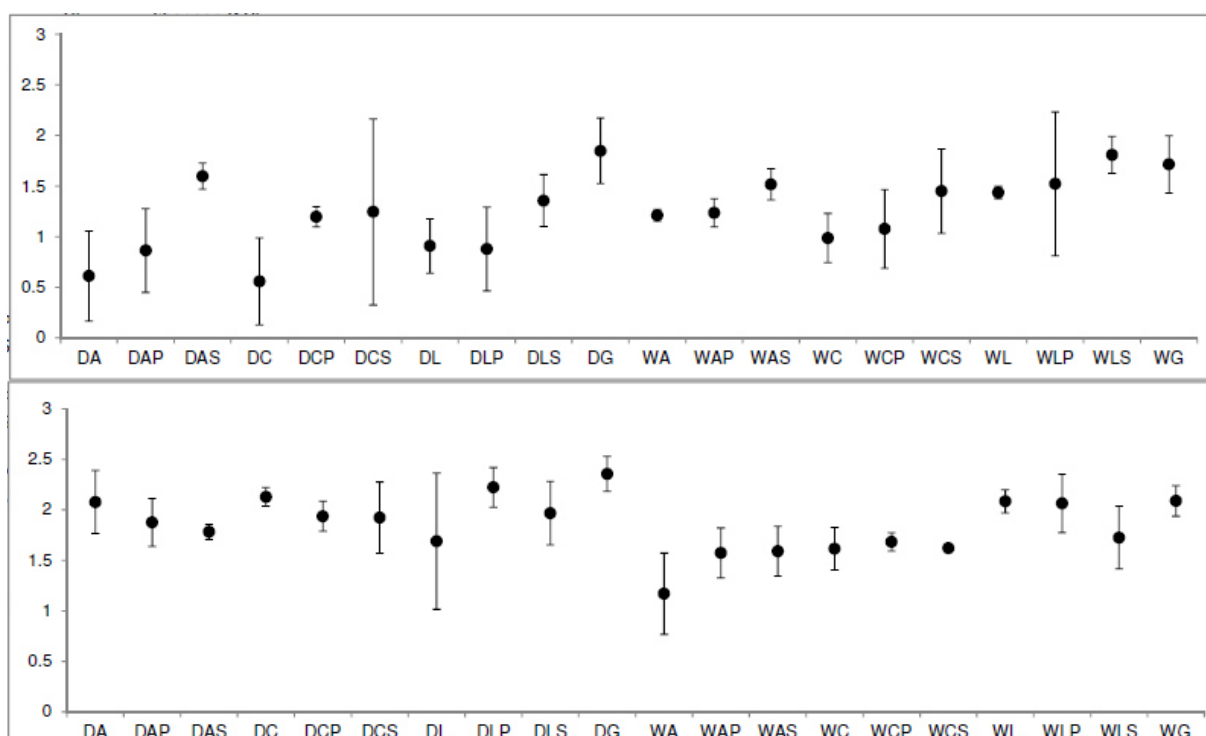
		Sum Sq	Df	Mean Sq	F – hodnota	p-hodnota
<b>B</b>	<b>habitat</b>	6,67	1	6,67	0,0038	n.s.
	<b>ošetření</b>	80276,67	9	8919,63	4,52241	< 0,001
	<b>interakce</b>	9960,00	9	1106,67	0,56110	n. s.
<b>M</b>	<b>habitat</b>	46,817	1	46,817	0,88306	n. s.
	<b>ošetření</b>	3308,75	9	367,64	6,93440	< 0,001
	<b>interakce</b>	618,350	9	68,71	1,29592	n. s.

		Sum Sq	Df	Mean Sq	F – hodnota	p-hodnota
<b>P</b>	<b>habitat</b>	570,417	1	570,42	9,99270	< 0,01
	<b>ošetření</b>	386,150	9	42,91	0,7516	n. s.
	<b>interakce</b>	411,750	9	45,75	0,8014	n. s.

Na suchých vřesovištích opět dominovali bakteriofágové (průměrně 40,3 %), druhou nejpočetnější trofickou skupinou byli mykofágové (prům. 32,4 %). Obě tyto skupiny se na pokusných plochách statisticky významně lišily od původních vřesovišť (Tab. 8). Omnifágové s průměrným zastoupením 18,8 % byli cca 4 krát početnější než na původním vřesovišti (Tab. 6), což je ve shodě s odběry z původních porostů, byť tam byla proporce bakteriofágů vyšší. Co je ovšem největší rozdíl jak mezi suchým a vlhkým vřesovištěm, tak i mezi lety, že se zde najednou objevilo velké procento predátorů a to až 19,3 % na acidifikovaném ošetření s aplikovanými drny. Druhá nejvyšší hodnota, 18,2 %, se vyskytovala také na ploše po aplikaci drnu spolu s vápněním. Na původním vřesovišti nebyl nalezen žádný predátor. Tento nárůst trofické skupiny typické pro vyšší struktury půdní potravní sítě je dobře patrný na Obr. 11.

Z Obr. 12 lze vidět, že diverzita byla u obou vlhkostních režimů nejvyšší na původních vřesovištích. U suchých vřesovišť se diverzita zvýšila oproti roku 2013 na všech pokusných plochách, u vlhkých stanovišť diverzita vzrostla pouze u ploch ošetřených vápnem.

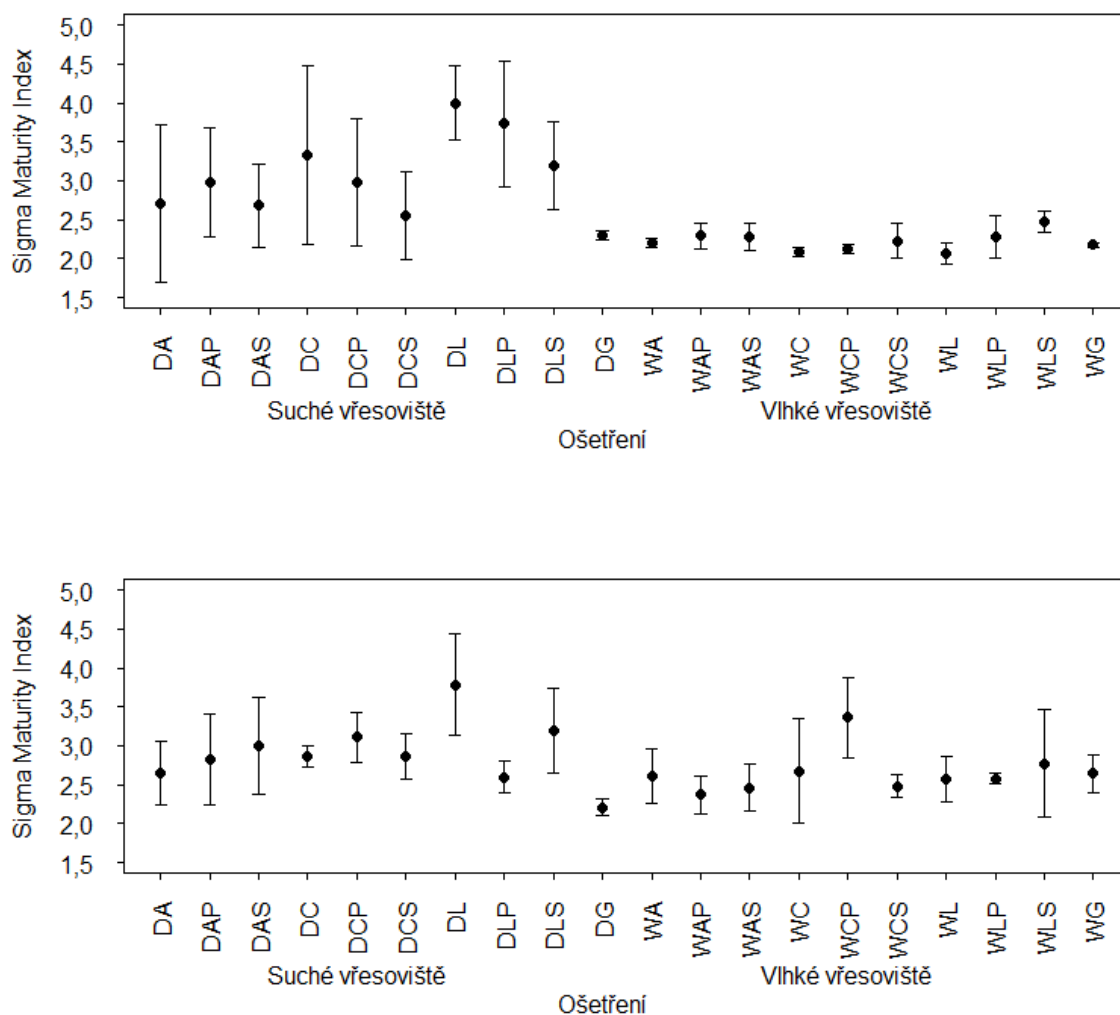
Na pokusných plochách se početnost bakteriofágů a mykofágů signifikantně nižší než na původních plochách (ANOVA,  $p < 0,01$ ). Početnost predátorů byla signifikantně vyšší na suchých vřesovištích (ANOVA,  $p < 0,01$ ).



Obr. 12: Průměrné hodnoty Shannon-Weaverova indexu diverzity pro rok 2013 (nahore) a 2014 (dole). Úsečky představují směrodatnou odchylku. D – suchá vřesoviště; W – vlhká vřesoviště, A – acidifikace; L – alkalizace; S – přidání drnů; P – přidání rostlinného materiálu, C – bez ošetření, G – původní vřesoviště.

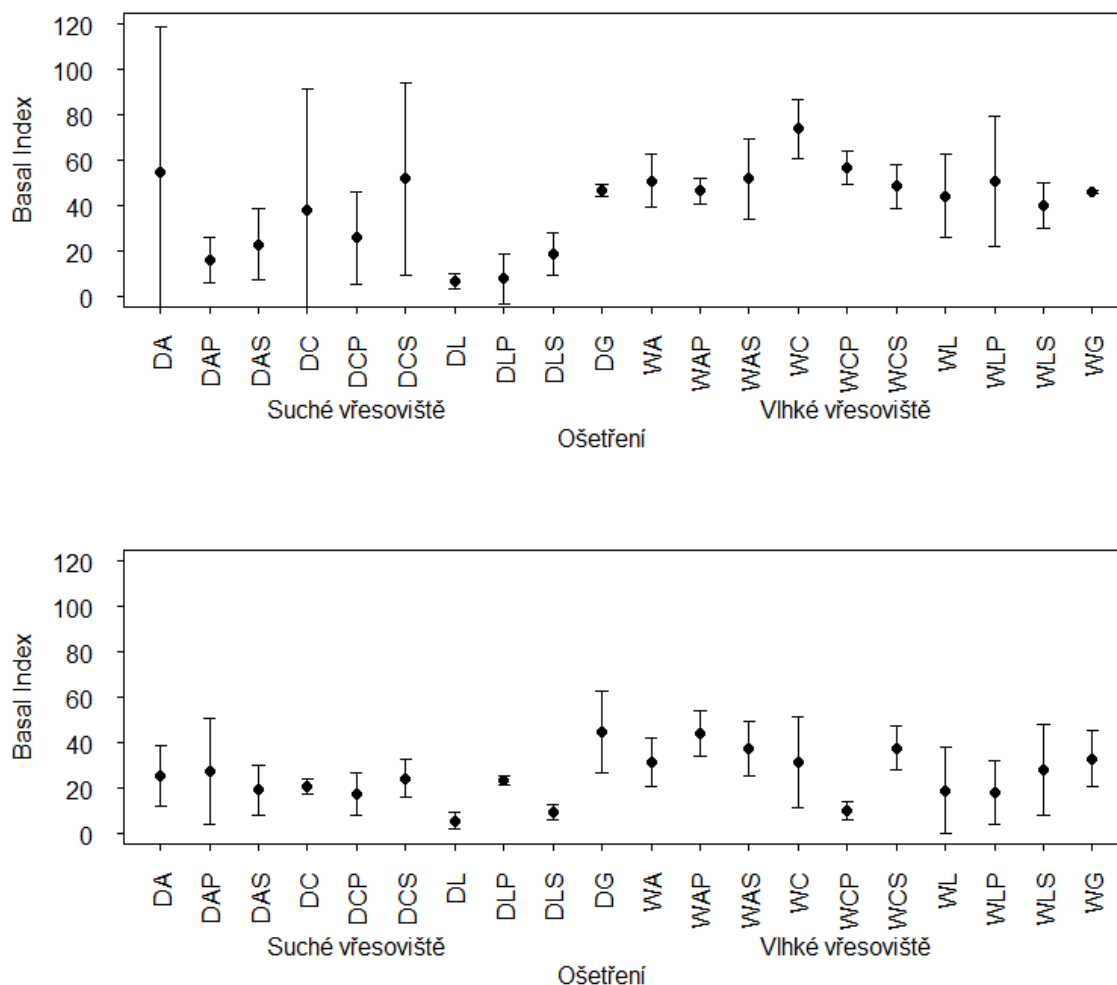
### 4.3. Indexy

Na Obr. 13 jsou graficky znázorněny hodnoty Sigma Maturity indexu ( $\Sigma$ MI) pro roky 2013 a 2014. Na suchých vřesovištích prvního roku jsou průměrné hodnoty sice vyšší než na vlhkých, ale jejich variabilita je velká a překryv mezi ošetřeními značný. Hodnoty  $\Sigma$ MI pro původní vřesoviště jsou nižší než pro pokusné plochy. Hodnoty pro vypočtené indexy jsou v Tab. 14 v Příloze 3.



Obr. 13: Průměrné hodnoty  $\Sigma MI$  na jednotlivých ošetřeních v roce 2013 (nahore) a 2014 (dole). Úsečky představují směrodatnou odchylku. D – suchá vřesoviště; W – vlhká vřesoviště, A – acidifikace; L – alkalizace; S – přidání drnů; P – přidání rostlinného materiálu, C – bez ošetření, G – původní vřesoviště.

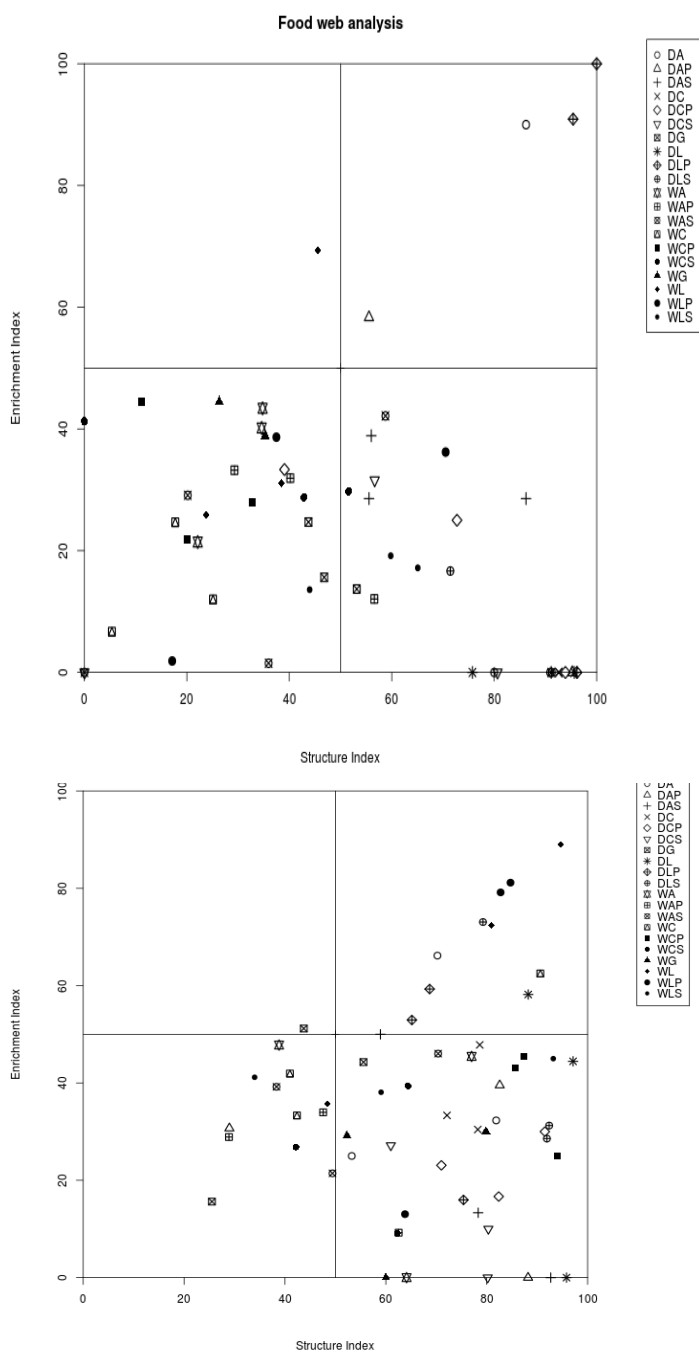
Basal Index, jakožto ukazatel stresových či disturbančních podmínek v půdě nese charakteristiky podobné předešlým indexům: překrývající se rozptyly a nesignifikantní rozdíly mezi jednotlivými plochami. Původní plochy suchých vřesovišť mají hodnoty vyšší než jsou průměrné hodnoty indexů pokusných ploch, v roce 2014 se však rozdíly vyrovnávají.



Obr. 14: Průměrné hodnoty BI na jednotlivých ošetřeních v roce 2013 (nahore) a 2014 (dole). Úsečky představují směrodatnou odchylku. D – suchá vřesoviště; W – vlhká vřesoviště, A – acidifikace; L – alkalizace; S – přidání drnů; P – přidání rostlinného materiálu, C – bez ošetření, G – původní vřesoviště.

Structure a Enrichment Index na společném kvadrátovém grafu na Obr. 15 zobrazují, že v roce 2013 se společenstva hlístic nacházela většinou v kvadrátu D, včetně většiny původních ploch. Hodnota 50 u EI byla překročena jen zřídka. V roce 2014 se společenstva již složením přesunula většinou do kvadrátu C. V kvadrátu B se nachází vápněné plochy.

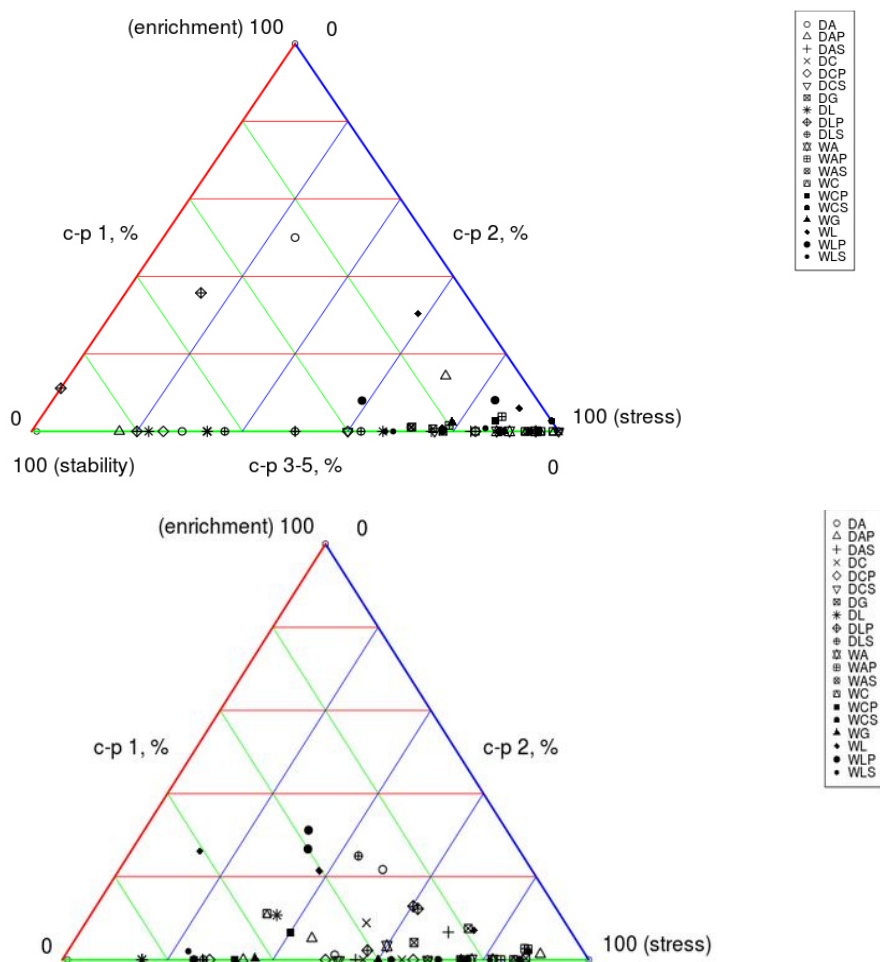




Obr. 15: Kvadrátové grafické znázornění společenstva hlístic pro rok 2013 (nahore) a 2014 (dole). D – suchá vřesoviště; W – vlhká vřesoviště, A – acidifikace; L – alkalizace; S – přidání drnů; P – přidání rostlinného materiálu; C – bez ošetření; G – původní vřesoviště.

V trojúhelníkovém neváženém zobrazení (Obr. 16) se v roce 2013 i 2014 drží všechny plochy u základny trojúhelníku, což názorně ukazuje, že množství hlístic s cp-1 je nízké

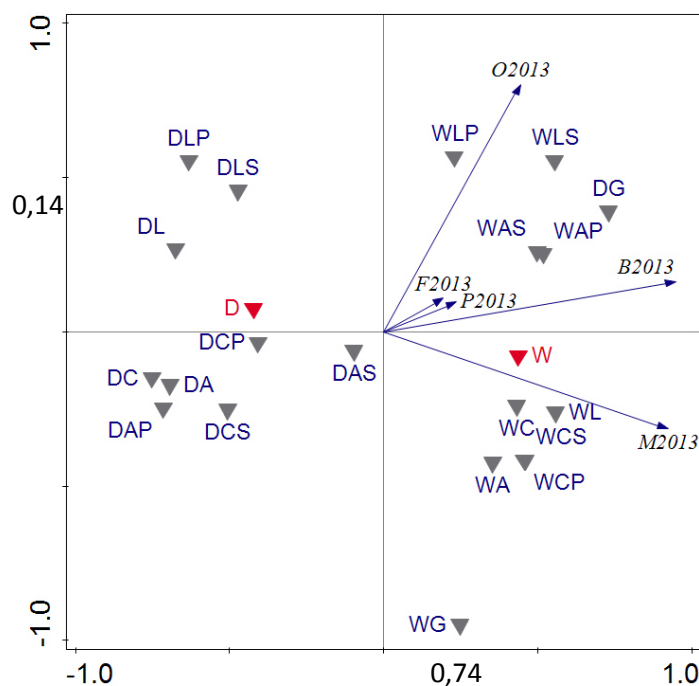
v obou letech. V roce 2013 je velké množství ploch soustředěno u maximální proporce hlístic s cp hodnotou 2, zatímco v roce 2014 se již vyrovnává poměr cp-2 a cp-3–5 skupin.



Obr. 16: Trojúhelníkové znázornění stavu půdního společenstva hlístic pro rok 2013 (nahore) a pro rok 2014 (dole). D – suchá vřesoviště; W – vlhká vřesoviště, A – acidifikace; L – alkalizace; S – přidání drnů; P – přidání rostlinného materiálu.

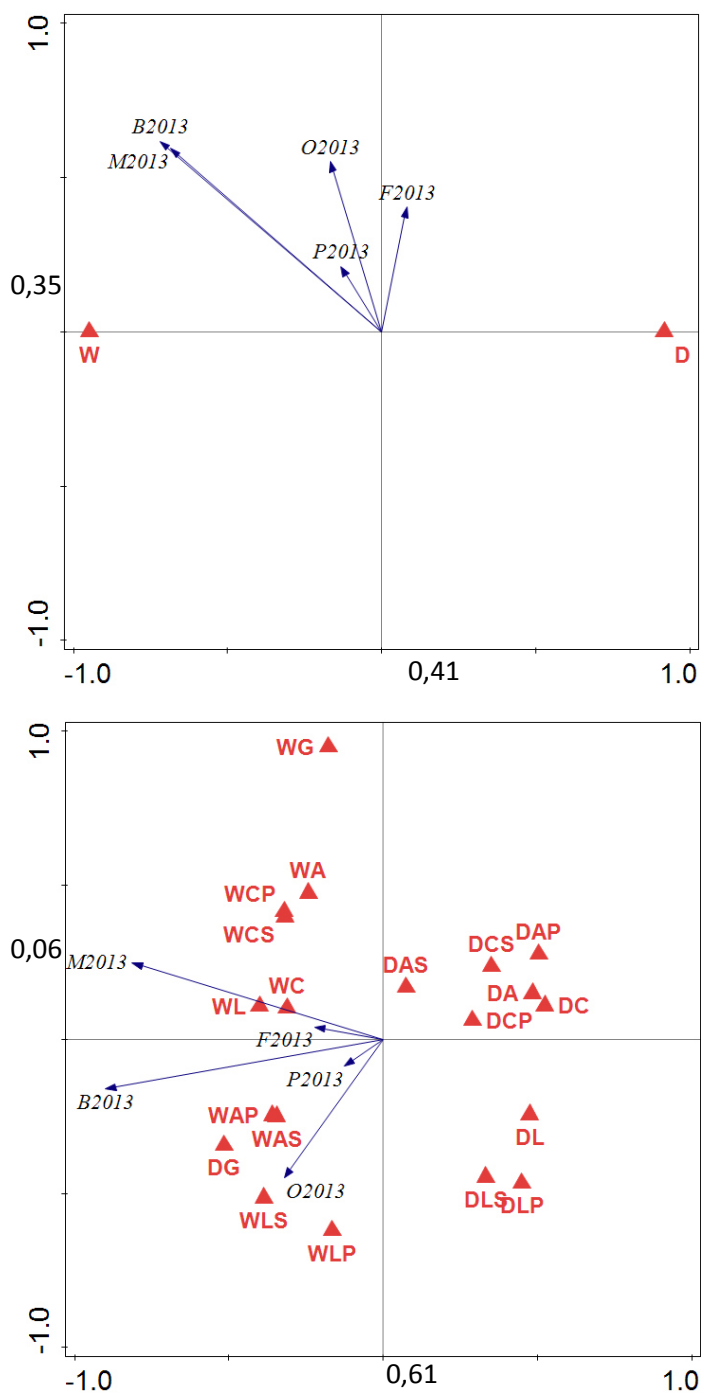
#### 4.3. Mnohorozměrné analýzy

Analýza hlavních komponent (PCA) pro rok 2011 neukázala žádný trend ani gradient. Pro rok 2013 bylo společenstvo na vlhkých plochách blíže cílovému stavu než na suchých plochách. Na suchých plochách se společenstvo acidifikované s aplikací drnu nejvíc blíží původnímu vřesovišti (Obr. 17).



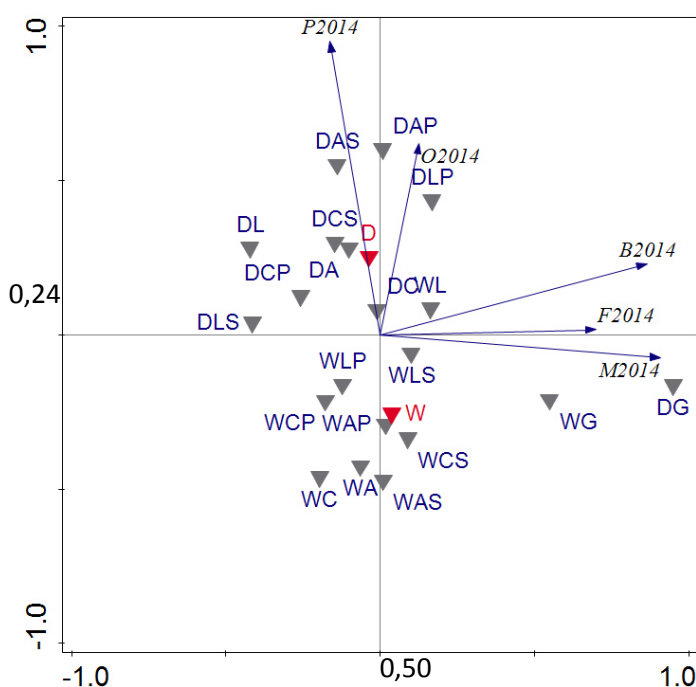
Obr. 17: Ordinační graf analýzy hlavních komponent (PCA) pro rok 2013 s promítnutými ošetřeními (šedě) a vlhkostními režimy (červeně). B – bakteriofágové; M – mykofágové; F – fytofágové; O – omnifágové; P – predátoři; D - suchá vřesoviště; W – vlhká vřesoviště, A – acidifikace; L – alkalizace; S – přidání drnů; P – přidání rostlinného materiálu; C – bez ošetření; G – původní vřesoviště.

Redundační analýzy (RDA) pro rok 2013 ukazují rychlejší vývoj společenstev na vlhkých pokusných plochách (Obr. 18).

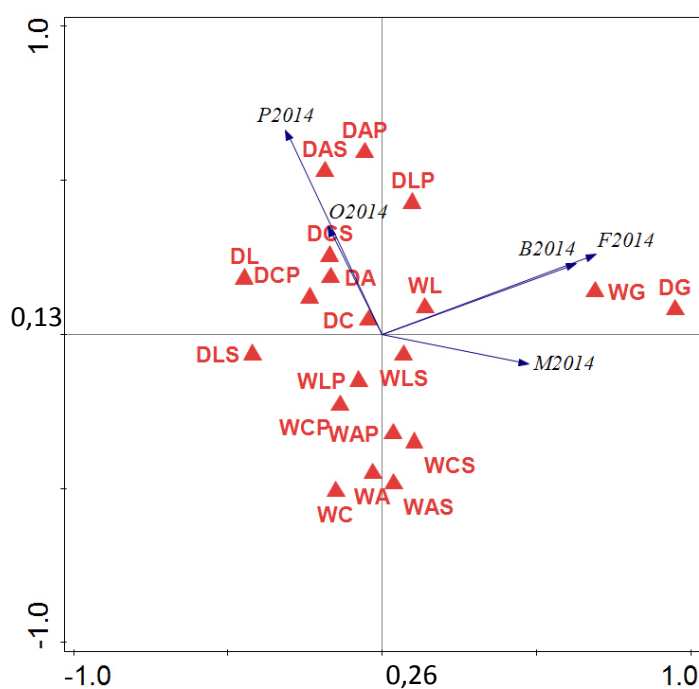
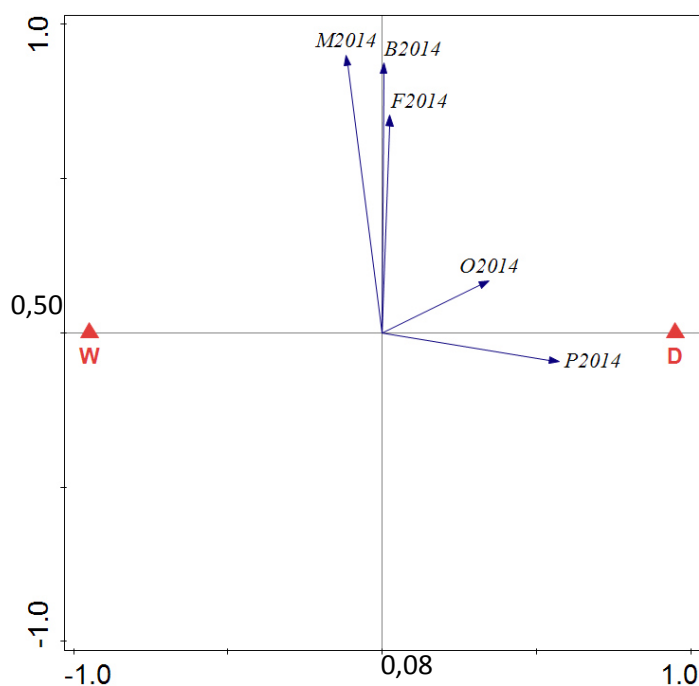


Obr. 18: Ordinační graf redundační analýzy (RDA) pro rok 2013 habitat (nahore) a ošetření (dole). B – bakteriofágové; M – mykofágové; F – fytofágové; O – omnifágové; P – predátoři; D – suchá vřesoviště; W – vlhká vřesoviště, A – acidifikace; L – alkalizace; S – přidání drnů; P – přidání rostlinného materiálu; C – bez ošetření; G – původní vřesoviště.

PCA pro rok 2014 ukazuje, že se oproti předchozímu roku zvýšila densita hlístic na suchých plochách. Vlhké plochy jsou ovšem stále blíže kontrole než suché plochy (Obr. 19). Dle RDA na Obr. 20 se zdá, že blíže původním vřesovištím jsou pokusné plochy s aplikovaným drnem.



Obr. 19: Ordinační graf analýzy hlavních komponent (PCA) pro rok 2014 s promítnutými ošetřeními (šedě) a vlhkostními režimy (červeně). B – bakteriofágové; M – mykofágové; F – fytofágové; O – omnifágové; P – predátoři; D - suchá vřesoviště; W – vlhká vřesoviště, A – acidifikace; L – alkalizace; S – přidání drnů; P – přidání rostlinného materiálu; C – bez ošetření; G – původní vřesoviště.



Obr. 20: Ordinační graf redundační analýzy (RDA) pro rok 2014 s vysvětlující proměnnou „habitat“ (nahore) a „ošetření“ (dole). B – bakteriofágové; M – mykofágové; F – fytofágové; O – omnifágové; P – predátoři; D – suchá vřesoviště; W – vlhká vřesoviště; A – acidifikace; L – alkalizace; S – přidání drnů; P – přidání rostlinného materiálu; C – bez ošetření; G – původní vřesoviště.

## 5. Diskuze

### 5.1. Početnost hlístic

Ze zjištěných početností vyplývá, že vývoj společenstva hlístic na vlhkých vřesovištích se výrazně liší od vývoje na vřesovištích suchých. Byla potvrzena hypotéza, že obnova společenstva na vlhkých vřesovištích probíhá rychleji než na suchých vřesovištích. To lze vysvětlit tím, že vlhké vřesoviště je více stresem řízený ekosystém, který je jednodušší, a proto je jeho vývoj rychlejší (Frouz et al., 2013a). Vyrovnanější početnosti v roce 2014 prokazují stále trvající vývoj, nicméně společenstva hlístic vlhkých vřesovišť stále vykazují menší rozdíl mezi původními a pokusnými plochami než společenstva suchých vřesovišť.

Data z roku 2013 můžeme srovnat s analýzou početnosti meso- a makrofauny provedenou na stejných plochách (Weijters et al., 2014). Zatímco na původních vřesovištích byly u hlístic, meso i makrofauny početnosti vyšší na suchém vřesovišti, na pokusných plochách je vývoj zatím složitější. Makrofauna byla stejně jako u původních ploch hojnější na suchých vřesovištích. U mesofauny rozdíl mezi suchými a vlhkými původními plochami nebyl patrný a u hlístic byly naopak výrazně vyšší početnosti nalezeny na vlhkých vřesovištích.

Co se týče srovnání pokusných ploch s původními vřesovišti, i zde najdeme rozdíly mezi hlísticemi a zbylými skupinami půdní fauny. U meso- i makrofauny dosahovaly početnosti na pokusných vlhkých vřesovištích hodnot podobných původním plochám, zatímco u suchých vřesovišť pokusné plochy výrazně zaostávaly za plochami původními. Hlístice u suchých vřesovišť tento trend víceméně kopírovaly, ale u vlhkých vřesovišť jejich početnosti výrazně převyšovaly hodnoty naměřené na původním vřesovišti.

Neočekávaně vysoké početnosti na vlhkých oproti suchým vřesovištím v roce 2013 a dále vyšší početnost na vlhkých pokusných plochách oproti původnímu vřesovišti mohly být způsobeny vysokými srážkami v roce 2013, a to i při samotném odběru vzorků. Nelze vyloučit, že početnost zjištěná na vlhkém původním vřesovišti byla ovlivněná menším počtem opakování ( $n = 2$ ).

Nízké abundance v roce 2011 nás utvrzují v tom, že spolu s horní živinami obohacenou půdou byla odebrána i většina biomasy ze společenstva hlístic obdělávaných polí z dřívějšího období, což je důležitý předpoklad k zajištění nezávislosti výsledku.

## 5.2. Podobnost společenstev na plochách s různými zásahy

Analýza variací nezachytila v žádném roce statisticky významné rozdíly ve složení společenstev mezi ošetřeními v rámci jednotlivých let a vlhkostních režimů. Byť zde byly rozpoznatelné trendy, nepodařilo se prokázat signifikantní katalyzační účinek aplikace drnů na společenstvo hlístic, který byl zjištěn u mesofauny na suchých vřesovištích v roce 2013 (Weijters et al., 2014). Podle hodnocení vývoje vegetace v tomto pokusu lze s jistotou říci, že aplikace rozmělněných drnů do půdy významně urychluje vývoj vřesovištní flóry (NP Dwingelderveld, 2015; Weijters et al., 2014). K tomuto závěru došel i Webb (2002) a efekt je patrný i pouhým okem (Obr. 21 v Příloze 4, kde jsou jasně viditelné plochy, kde došlo k aplikaci drnů). Drny obsahují semena žádoucích druhů, což vede k rychlejšímu rozvoji vřesoviště. To, že aplikace drnů neměla vliv na společenstvo hlístic, může mít více důvodů: 1) větší vliv než aplikace drnů mohly mít lokální faktory v půdě; 2) manipulací s drny mohlo dojít k jejich znehodnocení a usmrcení přenášených hlístic; 3) úspěšnost pro obnovu flóry byla hodnocena na základě přítomnosti charakteristických druhů, zatímco společenstva hlístic jsou více než druhovým složením vegetace ovlivněna jinými faktory, např. pH substrátu; 4) společenstvo hlístic ještě nestačilo zareagovat na odlišný vývoj ve vegetaci - Holtkamp et al. (2008) vyznívali při obnově vřesovišť opoždění mikrobiální biomasy za nadzemní biomasou a vzhledem k těsné provázanosti hlístic s mikrobiální biomasou jakožto zdrojem potravy na nejnižší úrovni se vývoj nejspíš opožďuje i u hlístic.

I když se aplikací drnů výrazně urychlil návrat charakteristických vřesovištních druhů a snížilo se riziko dominance kompetičně silnějších trav, předpokládá se, že rozdíl ve vegetaci na plochách s drny a bez nich se bude v průběhu tří let snižovat. Bude zajímavé sledovat, zda se efekt drnů projeví na společenstvu hlístic se zpožděním nebo vůbec.

Neprokazatelné rozdíly mezi trofickými skupinami hlístic na různě ošetřených plochách zaznamenali i Kardol et al. (2009) při podobném experimentu týkajícího se obnovy



luk v Nizozemí. Po pěti letech nebyly signifikantní rozdíly ani v celkové početnosti mezi pokusnými plochami a původní plochou. Při pozorování vývoje půdní fauny na dvou rekultivovaných těžebních plochách v České republice a Německu zjistili Frouz et al. (2001) nárůst abundance v čase všech skupin půdní fauny kromě hlístic. Signifikantní rozdíly mezi treatmenty po sterilizaci půdy metylbromidem se nepodařilo prokázat také v práci Yeatese a van der Meulenové (1996). Jedna z možných příčin nesignifikantnosti může být zvolená cílová skupina, na niž jsem hodnotila diverzitu, neboť ta je většinou zkoumána na druhové úrovni, může však být aplikována i na rody, čeledi nebo dokonce na trofické skupiny. U neparazitických hlístic je diverzita na rodové úrovni nejčastější (Ettema, 1998), protože identifikace druhů je v ekologických studiích bez dlouhodobé praxe velmi náročná, často i kontraproduktivní (Neher, 2001). Dalším ovlivňujícím faktorem může být malý počet odběrů a absence srovnání na sezónní úrovni.

### 5.3. Vývoj zastoupení trofických skupin

I v zastoupení trofických skupin ve společenstvech hlístic byly nalezeny statisticky významné rozdíly mezi suchými a vlhkými vřesovišti. Již v roce 2013 jsem zjistila vysoké zastoupení omnifágů na suchých vřesovištích podobně jako Wasilewska (2006), která na loukách vzniklých odvodněním mokřadů našla výrazně vyšší zastoupení omnifágů ve srovnání s původním mokřadem. Háněl (2003) vypožadoval, že snížení proporce bakteriofágů a naopak zvýšení proporce omnifágů je obecný trend při sekundární sukcesi po disturbanci v půdě. Není zcela jasné, jak to, že se ve vzorcích z vřesovišť s malými absolutními počty našlo tak vysoké procento hlístic asociovaných s rozvinutějšími strukturami půdní potravní sítě, zvláště jedná-li se o primární sukcesi jako v tomto případě. Může jít o lokální krátkodobou fázi obecného sukcesního procesu, jak naznačil Háněl, nebo tento jev může souviset s kompetičním zvýhodněním omnifágů vůči bakteriofágům v suchých podmínkách. I Wasilewska (2002) poukazuje, že tolerance k suchu je v prvních stádiích sukcese hlavním mechanismem, který řídí složení společenstva hlístic.

V roce 2014 nalézáme druhý a vůbec největší rozdíl mezi suchým a vlhkým vřesovištěm, a to signifikantně významný nárůst proporce predátorů na suchých vřesovištích.

Velmi podobný vývoj zaznamenali i Boag et al. (1998), kteří ve své práci sledovali společenstva hlístic při sukcesi na polích nechaných ladem po dobu pěti let a zjistili, že ve třetím roce se také zvýšila proporce predátorských hlístic. Za další dva roky se počty této trofické skupiny začaly opět snižovat. Dominanci trofické skupiny predátorů na raně sukcesních plochách zaznamenala i Goralczyková (1998) na písčných dunách nebo (Biederman et al., 2008) v práci zabývající se vývojem společenstva hlístic na půdě navršené na skládce odpadu. Je možné, že rychlý rozvoj predátorů na suchých vřesovištích navazoval na vyšší zastoupení omnifágů z předešlého roku. Naznačovalo by to, že sukcese společenstev hlístic na suchých vřesovištích, které mají relativně stabilní charakter podobně jako louky, prochází fází, kdy se zvyšuje složitost a provázanost trofické sítě. Je možné, že v tomto bodě by měla přijít disturbance (dříve v podobě vytrhávání drnů při tradiční formě hospodaření), jinak se společenstvo vřesovišť změní na společenstvo luk. K tomu spějí jednoznačně společenstva na vápněných plochách, kde bylo průměrné zastoupení predátorů nejvyšší, naopak na acidifikovaných plochách to bylo nejméně. Kyselá půda tedy poskytuje nejvhodnější podmínky pro rozvoj vřesovištních společenstev.

Vzhledem k tomu, že procento predátorů na původních vřesovištích obou vlhkostních režimů je mnohokrát menší, než bylo nalezeno na pokusných plochách, je pravděpodobně žádoucí, aby se jejich stav snížil i na pokusných plochách. Není ovšem zcela jasné, zda k tomu dojde přirozeným procesem, jako tomu bylo v případě výše citované studie, či zda bude nutné zasáhnout. Dle Weijtersové et al. (2014) se dá očekávat, že poměr C/N bude na obou vlhkostních režimech vřesovišť nadále klesat, lze tedy předpokládat i posun ve složení společenstva hlístic směrem k vyšší dominanci bakteriofágů. V každém případě bude třeba sledovat stav na těchto plochách i v dalších letech. Důležité pro lepší a účelnější provádění rekultivací v budoucnosti bude i bližší prozkoumání a porozumění mechanismů způsobujících nalezené rozdíly ve společenstvu hlístic.

Z analýzy dominance vyplynulo, že typickými eudominantními rody nizozemských vřesovišť jsou *Plectus* a *Aphelenchoides*. Dalšími častými rody jsou *Acrobeloides* a *Prismatolaimus*. Bakteriofág *Prismatolaimus* převládal zejména na původních vlhkých vřesovištích, což je v plné shodě s jeho preferencí dlouhodobě zamokřené půdy. Na

pokusných stanovištích se již vyskytoval relativně méně, což opět naznačuje, že společenstvo hlístic na pokusných plochách je stále ve vývoji.

Yeates (2003) ve své práci uvádí častou dominanci čeledi *Cephalobidae* v různých prostředích, nejčastěji na loukách a na polích, a její dominanci (v 72 % vzorků) potvrdili i Ettema and Bongers (1993) při studii sukcese hlístic po chemické sterilizaci půdy. Goralczyková (1998) zkoumala indikační schopnosti hlístic při sukcesi na dunách a zjistila, že na polských vřesovištích byli taktéž dominantními rody *Aphelenchoides*. Yeates and van der Meulen (1996) zaznamenal na Novém Zélandě dominanci čeledi *Cephalobidae* na hnojené pastvině, zatímco v lese našel vyšší počty *Rhabditidae*, kteří se v našich vzorcích téměř nevyskytovali. Pro opuštěnou pastvinu procházející sekundární sukcesí byla stejně jako v případě námi zkoumaných vřesovišť typická čeleď *Plectidae* (rod *Plectus*). Rod *Plectus* je nejhojnější i v subarktických vřesovištích na ostrově Signy (Spaull, 1973). Yeates ve své výše citované práci z roku 2003 také seznává, že *Plectidae* mohou dominovat v křovinovém porostu, kde probíhá sukcese nebo ve stresem zatíženém prostředí, což je ve shodě s mým pozorováním. Také Háněl (2003b) našel rod *Plectus* spolu s rody *Acrobeloides* a *Aphelenchoides* na zalesněných výsypkách v Německu a ČR. Výskyt a dominance těchto taxonů bude nejspíš vázána na dostupnost živin při probíhající sukcesi či v substrátu.

#### 5.4. Indexy jako ukazatelé sukcese

Jednorozměrná či mnohorozměrná analýza se neukázaly jako nejvhodnější nástroje pro hodnocení takto variabilních dat jako jsou společenstva půdních hlístic. Analýza pomocí indexu diverzity či speciálně vytvořených indexů již dokázala zachytit vývoj společenstva ve větším rozlišení. Index diverzity ukázal nejvyšší hodnoty u původních vřesovišť, což je v souladu s ostatními zjištěními, a odrazil se v něm i vývoj na suchých i vlhkých vřesovištích. Indikoval zvyšování diverzity na vápněných plochách s přidáním rostlinného materiálu, což svědčí o rychlém rozvoji společenstev směrem k loukám. Tento vývoj na vřesovištích nemůže probíhat stále, neboť jsou to ekosystémy, které jsou udržovány díky stresovým podmínkám a jejich diverzita je tedy zákonitě nižší (Cragg and Bardgett, 2001; Yeates, 2003).

Sigma Maturity Index ( $\Sigma$ MI) byl v tomto případě vhodně zvoleným indexem z rodiny MI vzhledem k nízkému výskytu oportunistických bakteriofágů a fytoparazitů. Byť zde byl opět problém s rozptyly a jejich překrýváním, i tento index detekoval probíhající změny ve společenstvech.

Na suchých i vlhkých vřesovištích byl  $\Sigma$ MI většinou u původních vřesovišť nižší ve srovnání s pokusnými plochami. Na pokusných plochách pak u suchých vřesovišť mezi roky 2013 a 2014 klesal a u vlhkých vřesovišť spíše stoupal nebo se neměnil. Nárůst indexu diverzity i MI v průběhu sekundární sukcese luk zjistil i (Háněl, 2003a). Snížení hodnot  $\Sigma$ MI u suchých vřesovišť může být částečně způsobeno nárůstem abundance v roce 2014 a tedy snížením rozptylů, nicméně stejně jako u početnosti predátorů bude pro vyvození přesnějších závěrů důležité sledování dalšího vývoje.

Grafické zobrazení SI a EI stejně jako cp trojúhelník se ukázali jako vhodný nástroj pro názornou prezentaci dat. V případě čtvercového zobrazení SI a EI nám přemístění ploch z ochuzeného D kvadrátu do C kvadrátu indikuje vyspívání trofické sítě. Přejít ploch z pozic charakteristických pro stresové podmínky více doleva ilustruje, že podmínky, ve kterých se společenstvo nachází, se stávají stabilnějšími.

Kromě vlhkých vřesovišť v roce 2013 jsem vždy zaznamenala následující trend:  $\Sigma$ MI acidifikovaných ploch <  $\Sigma$ MI kontrolních ploch <  $\Sigma$ MI vápněných ploch. Acidifikace půdy může vyústit ve specifickou populaci hlístic ze skupiny cp-2 a tím posunout  $\Sigma$ MI k hodnotě 2, zatímco vápnění zvyšuje pH, což následně zvýší i mikrobiální aktivitu stimulující výskyt perzistorů, což může vést ke zvýšení  $\Sigma$ MI.

## 6. Závěr

Cílem této práce bylo analyzovat společenstva hlístic na obnovovaných vřesovištích při různých způsobech rekultivace. Na základě této analýzy se potvrdila hypotéza, že vývoj rekultivovaných vřesovišť probíhá na vlhkých stanovištích rychleji než na suchých. Je to dáno vyšší mírou stresu, kterou jsou zatížena společenstva na vlhkých vřesovištích.

I když aplikace drnů urychlila vývoj žádoucí vegetace a v některých případech i početnost mezofauny, na společenstvo hlístic neměla signifikantní vliv. Důvodem pro tuto skutečnost u hlístic může být působení jiných významnějších lokálních faktorů, znehodnocení hlístic při manipulaci a přenosu drnů nebo opoždění ve vývoji za většími formami organismů.

V zastoupení trofických skupin na vzorcích z pokusných ploch suchých vřesovišť roku 2013 byl nalezen velký počet omnifágů, což mohlo pokračovat rozvojem trofické skupiny predátorů v roce 2014. Vzhledem k velmi nízkým proporcím obou skupin na původních vřesovištích se společenstvo pokusných rekultivovaných vřesovišť nalézalo stále ve vývoji. K vysvětlení tohoto nárůstu složitosti trofické sítě bude zapotřebí sledovat další vývoj společenstva a to i pro posouzení toho, zda sukcese společenstva dosáhne žádoucího stavu.

## 7. Seznam literatury

- Aerts, R., Heil, G. W., 1993. Heathlands: patterns and processes in a changing environment, 1st ed, Geobotany: 20. Springer Netherlands, Dordrecht, p. 229.
- Aerts, R., Huiszoon, A., Van Oostrum, J. H., Van de Vijver, C., Willems, J. H., 1995. The potential for heathland restoration on formerly arable land at a site in Drenthe, The Netherlands. *J. Appl. Ecol.* 32, 827–835.
- Allison, M., Ausden, M., 2004. Successful use of topsoil removal and soil amelioration to create heathland vegetation. *Biol. Conserv.* 120, 225–232.
- Alonso, I., 2003. Restoration and re-creation of lowland heathlands in the UK, in: 8th European Heathland Workshop 3rd to 11th July 2003. Abstracts of Talks and Posters. Alfred Toepfer Academy for Nature Conservation, Schneverdingen, p. 13.
- Bardgett, R. D., 2005. The biology of soil: a community and ecosystem approach. Oxford University Press, Cambridge, p. 242.
- Bardgett, R. D., Bowman, W. D., Kaufmann, R., Schmidt, S.K., 2005. A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends Ecol. Evol.* 20, 634–641.
- Bartelt-Ryser, J., Joshi, J., Schmid, B., Brandl, H., Balser, T., 2005. Soil feedbacks of plant diversity on soil microbial communities and subsequent plant growth. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 7, 27–49.
- Biederman, L., Boutton, T. W., Whisenant, S. G., 2008. Nematode community development early in ecological restoration: The role of organic amendments. *Soil Biol. Biochem.* 40, 2366–2374.
- Boag, B., Hebden, P. M., Neilson, R., Rodger, S. J., 1998. Observations on the effect of different management regimes of set-aside land on nematode community structure. *Appl. Soil Ecol.* 9, 339–343.
- Bongers, T., 1999. The maturity index, the evolution of nematode life history traits, adaptive radiation and cp-scaling. *Plant Soil* 212, 13–22.
- Bongers, T., 1994. *De Nematoden van Nederland*, 2nd ed. Pirola, Schoorl, p. 408.
- Bongers, T., 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83, 14–19.
- Bongers, T., Bongers, M., 1998. Functional diversity of nematodes. *Appl. Soil Ecol.* 10, 239–251.
- Bongers, T., Ferris, H., 1999. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends Ecol. Evol.* 14, 224–228.

- Bongers, T., Korthals, G., 1993. The maturity index, an instrument to monitor changes in the nematode community structure, in: *Proceedings of the International Symposium on Crop Protection*. p. 80.
- Bongers, T., van de Haar, J., 1989. *The Nematodes of the Netherlands*. Wageningen Agricultural university, Wageningen, p. 83.
- Bradford, M. a, Jones, T. H., Bardgett, R. D., Black, H. I. J., Boag, B., Bonkowski, M., Cook, R., Eggers, T., Gange, C., Grayston, S. J., Kandeler, E., McCaig, E., Newington, J.E., Prosser, J. I., Setälä, H., Staddon, P. L., Tordoff, G. M., Tscherko, D., Lawton, J. H., 2002. Impacts of soil faunal community composition on model grassland ecosystems. *Science* 298, 615–618.
- Cragg, R. G., Bardgett, R. D., 2001. How changes in soil faunal diversity and composition within a trophic group influence decomposition processes. *Soil Biol. Biochem.* 33, 2073–2081.
- De Goede, R. G. M., Bongers, T., Ettema, C. H., 1993. Graphical presentation and interpretation of nematode community structure: c-p triangles, in: *International Symposium on Crop Protection*. Universiteit Gent, Ghent, 743–750.
- De Smidt, J. T., 1979. Origin and desruction of northwest European heath vegetation, in: Willmanns, O., Tüxen, R. (Eds.), *Werden Und Vergehen von Pflanzengesellsschaften*. J. Cramer, Vaduz, 411–435.
- Diaz, A., Green, I., Tibbett, M., 2008. Re-creation of heathland on improved pasture using top soil removal and sulphur amendmets: Edaphic drivers and impacts on ericoid mycorrhizas. *Biol. Conserv.* 141, 1628–1635.
- Diaz, A., Green, I. D., Evans, D., 2011. *Heathland Restoration Techniques: Ecological Consequences for Plant-Soil and Plant-Animal Interactions*. ISRN Ecology, 1–8.
- Ejrnæs, R., Liira, J., Poulsen, R. S., Nygaard, B., 2008. When has an abandoned field become a semi-natural grassland or heathland? *Environ. Manage.* 42, 707–716.
- English Nature, 2002. *Lowland heathland*. External Relations Team English Nature, Peterborough.
- Eshuis, J. A., 1952. Reclamation of heathland and its cultivation. *Soil Sci.* 74, 49–56.
- Ettema, C. H., 1998. Soil nematode diversity: species coexistence and ecosystem function. *J. Nematol.* 30, 159–169.
- Ettema, C. H., Bongers, T., 1993. Characterization of nematode colonization and succession in disturbed soil using the Maturity Index. *Biol. Fertil. Soils* 16, 79–85.
- European Environmental Agency, n.d. Eionet [WWW Document]. URL <http://bd.eionet.europa.eu/article17/habitatsummary> (cit. 6.11.15).

- Ferris, H., Bongers, T., De Goede, R. G. M., 2001. A framework for soil food web diagnostics: Extension of the nematode faunal analysis concept. *Appl. Soil Ecol.* 18, 13–29.
- Ford, M. A., Williams, C. M., 1994. On the establishment of heath vegetation on ex-arable land. *Asp. Appl. Biol.* 40, 563–570.
- Frouz, J., Jílková, V., Cajthaml, T., Pižl, V., Tajovský, K., Háněl, L., Burešová, A., Šimáčková, H., Kolaříková, K., Franklin, J., Nawrot, J., Groninger, J. W., Stahl, P. D., 2013a. Soil biota in post-mining sites along a climatic gradient in the USA: Simple communities in shortgrass prairie recover faster than complex communities in tallgrass prairie and forest. *Soil Biol. Biochem.* 67, 212–225.
- Frouz, J., Keplin, B., Pižl, V., Tajovský, K., Starý, J., Lukešová, A., Nováková, A., Balík, V., Háněl, L., Materna, J., Düker, C., Chalupský, J., Rusek, J., Heinkele, T., 2001. Soil biota and upper soil layer development in two contrasting post-mining chronosequences. *Ecol. Eng.* 17, 275–284.
- Frouz, J., Livečková, M., Albrechtová, J., Chroňáková, A., Cajthaml, T., Pižl, V., Háněl, L., Starý, J., Baldrian, P., Lhotáková, Z., Šimáčková, H., Cepáková, Š., 2013b. Is the effect of trees on soil properties mediated by soil fauna? A case study from post-mining sites. *For. Ecol. Manage.* 309, 87–95.
- Frouz, J., van Diggelen, R., Pižl, V., Starý, J., Háněl, L., Tajovský, K., Kalčík, J., 2009. The effect of topsoil removal in restored heathland on soil fauna, topsoil microstructure, and cellulose decomposition: Implications for ecosystem restoration. *Biodivers. Conserv.* 18, 3963–3978.
- Gimingham, C. H., de Smidt, J. T., 1983. Heaths as natural and semi-natural vegetation, in: Holzner, W., Werger, M. J. A., Ikusima, I. (Eds.), *Man's Impact on Vegetation*. Boston, 185–199.
- Goralczyk, K., 1998. Nematodes in a coastal dune succession: Indicators of soil properties? *Appl. Soil Ecol.* 9, 465–469.
- Háněl, L., 2010. An outline of soil nematode succession on abandoned fields in South Bohemia. *Appl. Soil Ecol.* 46, 355–371.
- Háněl, L., 2003a. Recovery of soil nematode populations from cropping stress by natural secondary succession to meadow land. *Appl. Soil Ecol.* 22, 255–270.
- Háněl, L., 2003b. Comparison of soil nematode communities in three forest types on sand and clay coal-mining dumps in Germany and Czech Republic. *Helminthologia* 40, 237–243.
- Háněl, L., 1995. Secondary Successional Stages of Soil Nematodes in Cambisols of South Bohemia. *Nematologica* 41, 197–218.
- Harris, J., 2009. Soil Microbial Communities and Restoration Ecology: Facilitators or Followers? *Science* 325, 573–574.



- Harris, J., 2003. Measurements of the soil microbial community for estimating the success of restoration. *Eur. J. Soil Sci.* 54, 801–808.
- Heitkamp, F., Glatzel, S., Michalzik, B., Fischer, E., Gerold, G., 2008. Soil microbiochemical properties as indicators for success of heathland restoration after military disturbance. *L. Degrad. Dev.* 19, 408–420.
- Holtkamp, R., Kardol, P., van der Wal, A., Dekker, S. C., van der Putten, W. H., de Ruiter, P.C., 2008. Soil food web structure during ecosystem development after land abandonment. *Appl. Soil Ecol.* 39, 23–34.
- Hölzel, N., Otte, A., 2003. Restoration of a species-rich flood meadow by topsoil removal and diaspore transfer with plant material. *Appl. Veg. Sci.* 6, 131–140.
- Janssen, J. A. M., Schaminée, J. H. J., 2003. *Habitattypen (Europese natuur in Nederland)*, 1st ed. KNNV, Uitgeverij, p. 120.
- Jeannette, K., 1993. Restoration of ericaceous (shrub) dominated wet heathlands in the Netherlands. *Restor. Reclam. Rev.* 4, 1–6.
- Kardol, P., Bezemer, T. M., van der Putten, W. H., 2009. Soil organism and plant introductions in restoration of species-rich grassland communities. *Restor. Ecol.* 17, 258–269.
- Keienburg, T., Prüter, J., 2003. Prescribed burning of heathlands in Germany, in: 8th European Heathland Workshop 3rd to 11th July 2003. Abstracts of Talks and Posters. Alfred Toepfer Academy for Nature Conservation, Schneverdingen, p. 22.
- Kiehl, K., Kirmer, A., Donath, T. W., Rasran, L., Hölzel, N., 2010. Species introduction in restoration projects – Evaluation of different techniques for the establishment of semi-natural grasslands in Central and Northwestern Europe. *Basic Appl. Ecol.* 11, 285–299.
- Kirmer, A., Tischew, S., Ozinga, W. A., von Lampe, M., Baasch, A., van Groenendael, J. M., 2008. Importance of regional species pools and functional traits in colonization processes: predicting re-colonization after large-scale destruction of ecosystems. *J. Appl. Ecol.* 45, 1523–1530.
- Körner, C., Stöcklin, J., Reuther-Thiébaud, L., Pelaez-Riedl, S., 2008. Small differences in arrival time influence composition and productivity of plant communities. *New Phytol.* 177, 698–705.
- Kuperman, R. G., Checkai, R. T., Phillips, C. T., Simini, M., Anthony, J. S., 2013. An emerging energetic soil contaminant, CL-20, can affect the soil invertebrate community in a sandy loam soil. *Appl. Soil Ecol.* 83, 210–218.
- Lepš, J., Šmilauer, P., 2000. *Mnohorozměrná analýza ekologických dat*. BF Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích, České Budějovice, p. 102.
- Losos, B., Gulička, J., Lellák, J., Pelikán, J., 1985. *Ekologie živočichů*. SNB, Praha, p 320.

- Neher, D., 2004. Computation of Nematode community indices. Soc. Nematol. Work. 1–33.
- Neher, D., 2001. Role of nematodes in soil health and their use as indicators. J. Nematol. 33, 161–168.
- Nienartowicz, A., Kunz, M., 2003. Polish heathlands, in: 8th European Heathland Workshop 3rd to 11th July 2003. Abstracts of Talks and Posters. Alfred Toepfer Academy for Nature Conservation, Schneverdingen, p. 50.
- NP Dwingelderveld, 2015. NP Dwingelderveld (2): Plagsel accelerates heathland development [WWW Document]. URL [http://www.nationaalpark-dwingelderveld.nl/documents/inrichting\\_dwingelderveld/overzicht-inrichtingsplan-in-veldspraak-/uitrijden-van-plagsel-versnelt-heideontwikkeling.xml?lang=en](http://www.nationaalpark-dwingelderveld.nl/documents/inrichting_dwingelderveld/overzicht-inrichtingsplan-in-veldspraak-/uitrijden-van-plagsel-versnelt-heideontwikkeling.xml?lang=en) (cit. 6.8.15).
- Owen, K. M., Marrs, R. H., 2001. The use of mixtures of sulfur and bracken litter to reduce pH of former arable soils and control ruderal species. Restor. Ecol. 9, 397–409.
- Owen, K. M., Marrs, R. H., Snow, C. S. R., 1996. Soil acidification and heathland establishment on former arable land. Asp. Appl. Biol. 44, 385–392.
- Owen, K. M., Marrs, R. H., Snow, C. S. R., Evans, C. E., 1999. Soil acidification – The use of sulphur and acidic plant materials to acidify arable soils for the recreation of heathland and acidic grassland at Minsmere, UK. Biol. Conserv. 87, 105–121.
- Palmer, M., 1997. Ecological Theory and Community Restoration Ecology. Restor. Ecol. 5, 291–300.
- Parry, G. D., 1981. The Meanings of r- and K-Selection. Oecologia (Berl) 48, 260–264.
- Peña-Santiago, R., Ciobanu, M., 2007. On the Identity of the Genus *Crassolabium* Yeates, 1967 (Dorylaimida: Qudsianematidae). J. Nematol. 39, 231–236.
- Prosch-Danielsen, L., Simonsen, A. C., 2000. Palaeoecological investigations towards the reconstruction of the history of forest clearances and coastal heathlands in south-western Norway. Veg. Hist. Archeobotany 9, 189–204.
- Pywell, R. F., Webb, N. R., Putwain, P. D., 1995. A comparison of techniques for restoring heathland on abandoned farmland. J. Appl. Ecol. 32, 400–411.
- R Core Team, 2013. R : A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rode, M., 2003. Process-oriented heathland management, in: 8th European Heathland Workshop 3rd to 11th July 2003. Abstracts of Talks and Posters. Alfred Toepfer Academy for Nature Conservation, p. 15.
- Roelofs, J. G. M., Bobbink, R., Brouwer, E., de Graaf, M.C.C., 1996. Restoration ecology of aquatic and terrestrial vegetation on non-calceous sandy soils in The Netherlands. Acta Bot. Neerl. 45, 517–541.

- Ruf, A., 1998. A maturity index for predatory soil mites (Mesostigmata: Gamasina) as an indicator of environmental impacts of pollution on forest soils. *Appl. Soil Ecol.* 9, 447–452.
- Runhaar, J., Jalink, M. H., Hunneman, H., Witte, J.P.M., Hennekens, S.M., 2009. Ecologische vereisten habitattypen. KWR, Nieuwegein, p 93.
- Shannon, C. E., 1948. A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.* 27, 623–656.
- Schlaghamerský, J., Devetter, M., Háněl, L., Tajovský, K., Starý, J., Tuf, I. H., Pižl, V., 2013. Soil fauna across Central European sandstone ravines with temperature inversion: From cool and shady to dry and hot places. *Appl. Soil Ecol.* 83, 30–38.
- Sieriebriennikov, B., Ferris, H., de Goede, R. G. M., 2014. NINJA: An automated calculation system for nematode-based biological monitoring. *Eur. J. Soil Biol.* 61, 90–93.
- Smolders, A. J. P., Lucassen, E. C. H. E. T., Tomassen, H. B. M., Lamers, L. P. M., Roelofs, J. G. M., 2006. De problematiek van fosfaat voor natuurbeheer. *Vakbl. Natuur, bos en Landsch.* 4, 5–11.
- Sosnová, M., van Diggelen, R., Macek, P., Klimešová, J., 2011. Distribution of clonal growth traits among wetland habitats. *Aquat. Bot.* 95, 88–93.
- Spaull, V. W., 1973. The Signy Island terrestrial reference sites. IV. The nematode fauna. *Br. Antarct. Surv. Bull.* 37, 94–96.
- Tibbett, M., Diaz, A., 2005. Are Sulfurous Soil Amendments (S<sub>0</sub>, Fe(II)SO<sub>4</sub>, Fe(III)SO<sub>4</sub>) an Effective Tool in the Restoration of Heathland and Acidic Grassland after Four Decades of Rock Phosphate Fertilization? *Restor. Ecol.* 13, 83–91.
- Van Bezooijen, J., 2006. Methods and Techniques for Nematology 1–118.
- Verhagen, R., Klooker, J., Bakker, J. P., van Diggelen, R., 2001. Restoration Success of Low-Production Plant Communities on Former Agricultural Soils after Top-Soil Removal. *Appl. Veg. Sci.* 4, 75–82.
- Verhoeven, J. T. a, Koerselman, W., Meuleman, F. M., 1996. Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: Relations with atmospheric inputs and management regimes. *Trends Ecol. Evol.* 11, 494–497.
- Viglierchio, D. R., Schmitt, R. V., 1983. On the methodology of nematode extraction from field samples: comparison of methods for soil extraction. *J. Nematol.* 15, 450–454.
- Walker, K. J., Pywell, R. F., Warman, E., Fowbert, J., Bhogal, A., Chambers, B. J., 2004. The importance of former land use in determining successful re-creation of lowland heath in southern England. *Biol. Conserv.* 116, 289–303.

- Wardle, D., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., van der Putten, W. H., Wall, D. H., 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304, 1629–1633.
- Wasilewska, L., 2006. Changes in the structure of the soil nematode community over long-term secondary grassland succession in drained fen peat. *Appl. Soil Ecol.* 32, 165–179.
- Wasilewska, L., 2002. Post-drainage secondary succession of soil nematodes on fen peat meadows in Biebrza Wetlands, Poland. *Polish J. Ecol.* 50, 269–300.
- Wasilewska, L., 1994. The effect of age of meadows on succession and diversity in soil nematode communities. *Pedobiologia (Jena)*. 38, 1–11.
- Webb, N. R., 2002. Atlantic Heathlands, in: Perrow, M.R., Davy, A.J. (Eds.), *Handbook of Ecological Restoration: Restoration in Practice, Volume 2*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 618.
- Webb, N. R., 1998. The traditional management of European heathlands. *J. Appl. Ecol.* 35, 987–990.
- Weijters, M., Van der Bij, A., Bobbink, R., van Diggelen, R., Harris, J., Pawlett, M., Frouz, J., Vliegthart, A., Vermeulen, R., 2014. *Praktijkproef heideontwikkeling op voormalige landbouwgrond in het Noordenveld (Dwingelderveld)*. Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren, Driebergen.
- Wodarz, D., Aesch, E., Foissner, W., 1992. A weighted coenotic index (WCI): Description and application to soil animal assemblages. *Biol. Fertil. Soils* 14, 5–13.
- Yeates, G.W., 2003. Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biol. Fertil. Soils* 37, 199–210.
- Yeates, G.W., 1994. Modification and qualification of the nematode Maturity Index. *Pedobiologia (Jena)*. 38, 97–101.
- Yeates, G. W., Bongers, T., De Goede, R. G. M., Freckman, D. W., Georgieva, S.S., 1993. Feeding Habits in Soil Nematode Families and Genera – An Outline for Soil Ecologists. *J. Nematol.* 25, 315–331.
- Yeates, G. W., van der Meulen, H., 1996. Recolonization of methyl-bromide sterilized soils by plant and soil nematodes over 52 months. *Biol. Fertil. Soils* 21, 1–6.
- Zhao, J., Xun, R., He, X., Zhang, W., Fu, W., Wang, K., 2015. Size spectra of soil nematode assemblages under different land use types. *Soil Biol. Biochem.* 85, 130–136.

# Přílohy

## Příloha 1

*Tab. 9: Seznam pokusných ploch a jim přiřazená ošetření. Jednotlivé zásahy: A – acidifikace, L – alkalizace, C – bez zásahu, S – drny, P – rostlinný materiál, G – původní vřesoviště.*

Vlhká vřesoviště		Suchá vřesoviště	
Ozn. v projektu	Ošetření	Ozn. v projektu	Ošetření
A1	WAS	D1	DLP
A2	WAP	D2	DAS
A3	WC	D3	DL
A4	WLP	D4	DCS
A5	WCP	D5	DA
A6	WLS	D6	DCP
A7	WCS	D7	DAP
A8	WL	D8	DC
A9	WA	D9	DLS
B1	WLS	E1	DLS
B2	WAS	E2	DCS
B3	WCP	E3	DC
B4	WCS	E4	DAP
B5	WL	E5	DCP
B6	WLP	E6	DA
B7	WC	E7	DLP
B8	WA	E8	DAS
B9	WAP	E9	DL

Vlhká vřesoviště		Suchá vřesoviště	
Ozn. v projektu	Ošetření	Ozn. v projektu	Ošetření
C1	WL	F1	DC
C2	WA	F2	DA
C3	WCP	F3	DLS
C4	WCS	F4	DAP
C5	WLS	F5	DL
C6	WAP	F6	DCP
C7	WC	F7	DCS
C8	WAS	F8	DAS
C9	WLP	F9	DLP
WH1	WG	DH1	DG
WH2	WG	DH2	DG
WH3	WG	DH3	DG

## Příloha 2

Tab. 10: Abundance hlístic v roce 2013 na vlhkých vřesovištích.

Bacterial feeding nematodes																				Animal predation
Substrate ingestion																				
	Acrobelus	Acroboloides	Cephalobidae	Cephalobus	Eucephalobus	Mesorhabditis	Metateratocephalus	Plectus	Prismatolaimus	Rhabditidae	Rhabdolaimus	Teratocephalus	Tylocephalus	Eumomphysera	Geomomphysera	Monhysera	Monhystera	Monhysterae	Pristionchus	
A1	0	7	0	0	5	0	0	11	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
A2	0	1	0	0	6	0	0	130	3	0	0	4	0	0	3	0	0	0	9	
A3	0	0	2	0	17	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
A4	1	0	1	0	17	5	0	10	0	0	0	0	0	5	0	2	0	0	0	
A5	0	0	0	0	1	6	1	111	3	0	0	0	0	0	0	0	32	0	0	
A6	0	0	0	0	0	1	0	29	2	0	0	0	8	0	0	0	58	0	0	
A7	0	0	0	0	1	0	0	14	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
A8	1	5	0	0	6	2	0	74	45	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	
A9	0	0	0	0	2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	
B1	3	0	0	0	5	0	0	27	12	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	
B2	0	14	0	0	17	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	
B3	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
B4	0	6	0	0	10	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
B5	1	3	0	0	0	4	0	42	0	0	0	0	5	4	0	0	0	0	0	
B6	0	1	0	0	1	0	1	49	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
B7	0	0	0	0	1	0	0	35	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	
B8	0	1	0	0	2	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
B9	0	0	0	1	0	0	0	47	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
C1	0	1	0	0	0	32	0	49	6	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
C2	0	16	0	0	0	0	0	29	2	0	0	1	0	0	0	0	3	0	0	
C3	0	0	0	0	3	0	0	7	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
C4	0	5	0	0	25	0	0	23	11	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	
C5	0	4	0	0	14	0	0	26	17	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	
C6	0	1	0	0	0	0	0	16	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
C7	0	4	0	5	3	0	0	152	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	
C8	0	7	0	0	9	0	0	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
C9	3	0	0	0	14	0	0	28	0	7	0	0	0	5	0	0	0	5	0	
WH2	0	2	0	0	0	0	1	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
WH3	0	10	0	1	1	0	0	4	7	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
Suma	9	88	3	7	160	50	3	1047	133	10	5	6	21	14	3	2	114	14	10	

Tab. 10: (pokračování), *Unic. Eucar. Feed.* – *Unicellular eucaryotic feeders.*

	Plant feeding nematodes					Hyphal feeding nem.	Animal predation											
	Migratory endopa- rasites		Semi- endo- parasites	Epidermal cell and root hair feeders			Unic. eucar. feed.	Omnivorous										
	Pratylenchus	Helicotylenchus		Aglenchus	Lelenchus			Psilenchus	Aphelenchoides	Filenchus	Tolrilus	Clarkus	Prionchulus	Crassolabium	Aporcelaimellus	Eudorylaimus	Mesodorylaimus	dauerlarvae
A1	0	0	0	0	0	47	0	0	0	0	0	0	8	4	0	0		
A2	0	0	0	0	0	67	0	1	3	0	0	7	2	1	0			
A3	0	0	0	0	0	19	0	0	0	0	0	2	0	0	0			
A4	0	0	2	0	0	1	0	0	4	11	0	2	4	0	0			
A5	0	0	0	0	0	34	18	0	8	9	0	3	0	0	0			
A6	0	0	0	0	0	13	0	0	5	1	0	9	0	0	0			
A7	0	0	0	0	0	22	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
A8	0	0	0	0	0	64	1	0	0	0	0	0	0	0	0			
A9	0	0	0	0	0	22	1	0	0	0	0	0	4	0	0			
B1	2	0	0	0	0	9	2	0	0	0	0	7	0	7	0			
B2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	6	2	0	0	0			
B3	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	1	0	0	0			
B4	0	0	0	0	0	19	0	0	1	0	0	5	0	0	0			
B5	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	3	0	0	2			
B6	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0			
B7	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	2	0	0	0			
B8	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	1	0	0	0			
B9	0	0	0	0	0	1	2	0	3	0	0	8	0	0	0			
C1	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	6	0	0	0			
C2	0	1	0	0	0	97	1	0	0	0	0	10	2	0	0			
C3	0	0	0	0	0	39	1	0	0	0	0	0	1	0	0			
C4	0	1	0	0	0	37	2	0	0	0	0	9	2	0	0			
C5	0	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	5	3	1	0			
C6	0	0	0	0	0	14	1	0	0	0	0	2	0	0	0			
C7	0	0	0	0	0	13	0	0	1	0	0	1	0	0	0			
C8	0	0	0	0	0	39	0	0	0	0	0	0	6	0	0			
C9	0	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0	7	0	0	0			
WH2	1	1	0	0	0	26	2	0	0	0	0	0	0	2	1			
WH3	0	0	0	1	1	9	8	0	0	0	0	0	0	0	0			
suma	3	3	2	1	1	658	41	1	25	21	6	101	28	11	3			



Tab. 11: Abundance hlístic v roce 2013 na suchých vřesovištích.

	Bacterial feeding nematodes																				Animal preda- tion
	Substrate ingestion																				
	Acrobeles	Alaimus	Bunonema	Cephalobidae	Cephalobus	Eucephalobus	Heterocephalobus	Mesorhabditis	Metatetratocephalus	Panagrolaimus	Plectus	Prismatolaimus	Rhabditidae	Rhabdolaimus	Tetratocephalus	Wilsonema	Eumonlystera	Monhystera	Monhysteridae	Monhystrella	
D1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
D2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
D3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
D4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
D5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
D6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
D7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
D8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
D9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E1	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
E5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
E8	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
E9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F3	4	0	0	0	0	2	0	0	0	0	3	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
F4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F7	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	1	0	2	0	0	0	0
F8	5	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F9	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
DH1	7	0	0	0	0	18	0	0	1	0	16	2	0	2	9	0	1	0	1	0	0
DH2	0	0	1	0	1	2	0	0	13	0	52	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0
DH3	4	2	1	0	0	4	0	2	30	0	250	47	0	1	8	1	0	0	26	0	0
suma	32	2	2	1	4	30	1	7	45	2	358	51	1	4	18	3	4	1	29	2	1

Tab. 11: (pokračování), *Unic. Eucar. Feed.* – *Unicellular eucaryotic feeders.*

	Plant feeding nematodes						Hyphal	Animal						
	Migratory endopa- rasites	Semiendo- parasites	Ectopa- rasites			Lelenchus	Aphelenchoides	Filenchus	predation					
			Mesodiatomema	Merlinius	Costenichus				Omnivorous					
									Pratylenchus	Helicotylenchus	Prionchulus	Crasolabium	Aporcainmellus	Eudorylinus
D1		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
D2		0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	5	0	0
D3		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
D4		1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0
D5		0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
D6		0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0
D7		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
D8		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
D9		0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
E1		0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0
E2		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E3		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1
E4		0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0
E5		0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	2	0
E6		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E7		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	1	0
E8		0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	3	0	0
E9		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0
F1		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F2		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0
F3		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	2	0
F4		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0
F5		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0
F6		0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0
F7		1	0	0	0	0	0	4	2	0	0	2	0	1
F8		0	2	0	0	0	0	12	2	0	0	0	7	0
F9		0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	6	0	0
DH1		0	0	0	0	4	4	14	7	0	0	1	3	0
DH2		0	0	0	0	2	4	0	6	4	0	0	6	0
DH3		0	0	0	0	0	0	15	35	0	0	13	3	0
suma		2	2	1	2	6	8	67	52	6	3	80	40	2

Tab. 12: Abundance hlístic v roce 2014 na vlhkých vřesovištích.

	Bacterial feeding nematodes																								Substrate ingestion			
	Acrobelus	Acrobeloides	Alaimus	Anaplectus	Bursilla	Cephalobus	Cervidellus	Cylindrolaimus	Eucephalobus	Heterocephalobus	Mesorhabditis	Metateratocephalus	Panagrolaimus	Plectus	Prismatolaimus	Rhabditis	Rhabdolaimus	Teratocephalus	Tylocephalus	Wilsonema	Eumomphystera	Monhystera	Monhysteridae	Monhystrella				
A1	0	3	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
A2	0	0	0	0	0	0	5	0	2	0	0	0	0	46	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
A3	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0				
A4	0	0	0	0	0	3	0	0	0	4	27	0	0	11	1	2	0	0	1	0	1	0	0	0				
A5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
A6	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
A7	0	7	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0				
A8	0	2	0	0	0	0	0	0	3	0	9	0	0	1	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0				
A9	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	8	0	0	23	0	0	0	0	0	1	0				
B1	5	8	0	21	0	0	0	1	5	11	2	0	0	16	2	2	3	0	0	0	0	1	0	0				
B2	0	9	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	6	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0				
B3	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	13	0	4	8	0	36	0	0	0	0	0	0	0				
B4	0	21	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	15	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0				
B5	0	3	0	73	0	0	0	0	5	5	13	0	0	23	10	0	1	0	0	0	0	0	0	3				
B6	0	3	0	1	0	3	0	0	1	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0				
B7	0	9	0	0	0	2	0	0	5	0	0	0	1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
B8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
B9	0	4	0	0	0	0	0	0	8	4	0	0	1	7	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0				
C1	0	0	0	0	11	0	0	0	1	0	6	0	0	6	17	1	0	0	1	0	0	0	0	0				
C2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
C3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
C4	0	13	0	0	0	6	0	0	2	0	0	0	0	7	0	0	36	0	0	0	0	0	0	0				
C5	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
C6	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	13	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0				
C7	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
C8	0	5	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0				
C9	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
WH1	0	10	2	0	0	0	0	0	3	0	1	10	0	50	157	0	23	16	0	9	0	0	1	0				
WH2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	5	2	0	4	0	0	1	0	0	0	0				
WH3	0	15	0	0	0	0	0	3	1	0	0	7	0	59	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0				
suma	9	124	2	95	11	16	5	5	51	32	66	30	2	318	203	6	141	16	6	10	4	3	2	3				

Tab. 12: (pokračování)

	Plant feeding nematodes										Hyphal feeding					Animal predation									
	Migratory endoparasites		Semi-endoparasites	Ectoparasites	Epidermal cell and root hair feeders					Ditylenchus	Aphelenchoides	Filenchus	Tylenchaimus	Tyloaimophorus	Clarkus	Omnivorous					Eudoryaimus	Mesodoryaimus			
	Pratylenchus	Tylenchus	Helicotylenchus	Mesocriconema	Paratylenchus	Aglenchus	Malenchus	Lelenchus	Doryaimellus							Crassolabium	Pungentus	Aporcailaimellus							
A1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29	0	0	0	0	0	2	0	10	2	0				
A2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	1	0	7	0	10	1	0				
A3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2	8	0	0				
A4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	7	0	0	0	0	0	4	4	10	16	0				
A5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	3	0	10	4	0				
A6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	1	0	5	0	3	27	0				
A7	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0				
A8	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	8	0	0	9	0				
A9	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	119	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0				
B1	1	0	3	0	1	0	0	0	1	0	82	21	0	0	4	0	0	0	8	2	0				
B2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0				
B3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0				
B4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	0	0	0	0	0	0	0	5	2	0				
B5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23	0	0	0	0	0	0	0	6	7	9				
B6	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	5	0	1				
B7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0				
B8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0				
B9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0				
C1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	5	0	6	0	4	0	9	1	0				
C2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	2	0	0	0	0	2	0	8	0	0				
C3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	5	2	0				
C4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	51	0	0	0	0	0	2	0	7	3	0				
C5	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0				
C6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0				
C7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0				
C8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	17	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0				
C9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	0	0	0	0	4	0				
WH1	0	0	49	0	0	0	0	1	15	7	31	10	0	0	0	0	0	0	0	2	0				
WH2	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
WH3	0	0	0	4	0	22	2	11	0	7	19	28	0	3	1	1	0	0	0	26	0				
suma	8	2	56	4	1	24	2	13	19	20	529	63	5	3	16	1	39	6	137	113	10				

Tab. 13: Abundance hlístic v roce 2014 na suchých vřesovištích, preda. – predation.

	Bacterial feeding nematodes																											Animal preda.
	Substrate ingestion																											
	Acrobeles	Acrobeloides	Alaimus	Anaplectus	Bunonema	Bursilla	Cephalobus	Cervidellus	Cylindroiainus	Diploscapter	Eucephalobus	Heterocephalobus	Mesorhabditis	Metateratocephalus	Panagrdainus	Plectus	Prismatolainus	Rhabditis	Rhabdoiainus	Teratocephalus	Tylocephalus	Wilsonema	Eumonhystera	Geomonhystera	Monhystera	Monhysteridae	Monhystrella	Pristionchus
D1	1	3	0	6	0	4	0	0	0	0	0	1	8	0	0	16	3	0	1	1	0	0	14	0	0	0	0	0
D2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
D3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
D4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	4	14	0	0	0	10	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
D5	0	9	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
D6	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
D7	0	13	0	0	0	0	4	0	0	0	10	1	1	0	0	65	3	0	0	0	0	0	23	4	0	0	4	2
D8	0	5	0	0	0	0	4	0	0	0	2	0	0	0	0	4	1	0	0	1	0	0	0	0	3	0	0	0
D9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E1	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
E2	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
E4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	8	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
E5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
E6	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	4	2	10	0	0	7	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0
E7	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	0	0	6	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
E8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	33	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
F1	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F2	0	2	0	2	0	0	2	0	0	0	1	0	1	0	0	5	2	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0
F3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
F4	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	15	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0
F5	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	7	0	0	12	2	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
F6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	5	9	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
F7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	19	6	0	2	0	0	0	13	1	1	0	0	0
F8	0	4	0	4	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	7	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	4
F9	0	5	0	58	0	0	2	0	1	0	0	2	4	0	0	24	0	0	0	0	2	0	4	0	0	0	0	0
DH1	0	122	0	0	1	0	30	0	0	0	28	3	0	10	0	27	13	0	2	3	0	0	1	0	0	0	0	0
DH2	0	24	0	0	0	0	2	0	0	0	7	1	6	10	0	19	10	11	2	3	0	3	0	0	0	0	4	0
DH3	0	14	0	0	1	0	3	0	0	0	10	0	9	39	0	19	13	0	0	2	0	5	2	19	0	0	0	0
suma	1	230	0	73	2	4	49	0	1	1	80	37	53	63	6	343	71	11	9	10	4	9	85	24	4	0	10	10

Tab. 13: (pokračování)

	Plant feeding nematodes										Hyphal feeding					Animal predation										
	Migratory endoparasites		Semi-endoparasites	Ectoparasites	Epidermal cell and root hair feeders						Ditylenchus	Aphelenchoides	Filenchus	Tylenchaimus	Tylobainophorus	Clarkus	Myionchulus	Prionchulus	Tripyla	Omnivorous					Mesodorylainus	dauerlarvae
																				Crassolabium	Pungentus	Aporcelainellus	Eudorylainus			
	Pratylenchus	Tylenchus	Helicotylenchus	Mesocriconema	Paratylenchus	Aglenchus	Malenchus	Leleuchus	Dorylainellus	Ditylenchus	Aphelenchoides	Filenchus	Tylenchaimus	Tylobainophorus	Clarkus	Myionchulus	Prionchulus	Tripyla	Crassolabium	Pungentus	Aporcelainellus	Eudorylainus	Mesodorylainus	dauerlarvae		
D1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	14	1	0	0	2	0	0	0	4	0	6	8	0	0		
D2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	1	0	0	3	0	6	4	0	0			
D3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	1	0	0	0	0	26	0	0	0			
D4	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	4	0	0	0	8	0	0	2	11	0	9	2	0	0		
D5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0		
D6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	3	5	0	0		
D7	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	74	3	0	0	5	0	0	0	0	0	5	5	1	0		
D8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	0	0	0	4	0	0	0	1	1	10	6	0	0		
D9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	10	0	0		
E1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	1	0	0	6	4	3	0	4	0	6	7	0	0		
E2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	7	0	0			
E3	0	2	1	0	0	0	0	2	0	0	10	0	0	0	1	0	0	0	0	0	5	3	0	0		
E4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	1	1	0	0	7	0	0		
E5	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	2	0	0		
E6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	2	4	0	0	3	0	1	3	0	0		
E7	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	22	1	0	0	0	0	0	0	0	0	9	4	0	0		
E8	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0	5	1	0	0	15	2	0	0	3	0	9	0	0	0		
E9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	3	0	1	6	0	2	10	0	0		
F1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	1	0	0	0	3	0	9	4	0	0		
F2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	0	0	0	5	6	0	0	9	0	17	2	0	0		
F3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	1	0	0		
F4	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	17	0	0	0	1	0	4	6	0	0		
F5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	1	0	0	1	1	0	0	6	0	16	6	3	0		
F6	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	5	1	0	0	8	0	0	1	0	0	11	7	0	0		
F7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	0	0	0	7	0	0	0	6	0	1	4	0	0		
F8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	26	0	0	0	5	0	0	1	0	0	5	0	0	0		
F9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	32	21	0	0	0	0	9	6	3	0		
DH1	1	2	0	0	0	2	0	7	0	6	26	11	1	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0		
DH2	0	0	0	1	0	2	10	12	0	7	79	19	0	0	0	0	0	0	1	0	0	13	4	2		
DH3	0	0	0	0	0	0	6	3	0	1	69	14	0	6	0	0	0	0	0	0	15	0	1	0		
suma	1	8	14	1	0	4	19	29	0	15	432	53	1	6	151	42	3	6	63	1	179	153	11	3		

### Příloha 3

Tab. 14: Hodnoty vypočtených indexů.

		Celková abundance (prům.)	Celková abundance (SD)	Sigma Maturity Index (prům.)	Sigma Maturity Index (SD)	Basal Index (prům.)	Basal Index (SD)
2013	DA	4,00	4,24	2,71	1,01	54,55	64,28
	DAP	4,33	3,79	2,98		16,08	
	DAS	16,00	11,52	2,68	0,53	22,83	15,59
	DC	3,00	0,00	3,33	1,15	38,27	53,46
	DCP	10,67	7,37	2,98	0,82	25,94	20,32
	DCS	8,67	8,62	2,55	0,57	51,82	42,56
	DL	7,50	2,12	4,00	0,47	6,63	3,19
	DLP	8,00	5,29	3,73	0,80	7,81	11,08
	DLS	14,00	14,00	3,19	0,57	18,60	9,20
	DG	208,67	202,08	2,30	0,05	46,51	2,56
	WA	73,00	77,27	2,20	0,06	51,05	11,46
	WAP	113,33	107,95	2,29	0,17	46,66	5,67
	WAS	90,67	15,37	2,28	0,18	51,75	17,43
	WC	96,67	75,05	2,09	0,06	73,79	12,94
	WCP	101,33	108,74	2,12	0,06	56,87	7,38
	WCS	70,00	43,09	2,23	0,22	48,44	9,44
	WL	127,00	73,51	2,07	0,14	44,24	18,20
	WLP	69,00	16,37	2,28	0,28	50,56	28,59
	WLS	97,67	24,66	2,47	0,14	40,25	9,95
	WG	42,50	2,12	2,18	0,03	46,10	0,37
2014	DA	51,33	32,33	2,65	0,41	25,32	13,15
	DAP	106,33	103,07	2,82	0,58	27,16	23,35
	DAS	55,33	22,37	3,00	0,62	19,14	11,02
	DC	45,67	10,02	2,86	0,14	20,74	3,38
	DCP	29,67	19,40	3,11	0,32	17,29	9,25
	DCS	58,33	34,78	2,87	0,29	24,37	8,39
	DL	44,00	19,05	3,78	0,65	5,70	3,88
	DLP	110,67	58,80	2,60	0,21	23,35	1,77
	DLS	25,67	13,43	3,19	0,55	9,48	3,29
	DG	267,00	29,44	2,21	0,10	44,56	18,14
	WA	66,33	81,79	2,61	0,35	31,47	10,67
	WAP	52,33	22,37	2,37	0,24	44,19	9,87
	WAS	38,67	9,29	2,46	0,30	37,41	11,91
	WC	26,00	11,36	2,67	0,67	31,41	20,25
	WCP	47,67	48,99	3,36	0,52	10,07	3,73
	WCS	70,67	56,52	2,48	0,15	37,66	9,47
	WL	98,67	72,39	2,57	0,29	18,86	18,97
	WLP	45,67	43,14	2,58	0,07	17,99	14,17
	WLS	88,33	97,94	2,77	0,69	28,10	19,76

Tab. 14: (pokračování)

		Enrichment Index (prům.)	Enrichment Index (SD)	Structure Index (prům.)	Structure Index (SD)	Shannon- Weaverův index (prům.)	Shannon- Weaverův index (SD)
2013	DA	0,00	0,00	45,45	64,28	0,61	0,44
	DAP	29,17		75,40		0,86	0,41
	DAS	46,51	29,40	70,99	17,57	1,60	0,13
	DC	0,00	0,00	61,73	53,46	0,56	0,43
	DCP	19,44	17,35	68,56	27,66	1,20	0,10
	DCS	10,53	18,23	45,77	41,41	1,25	0,92
	DL	0,00	0,00	93,37	3,19	0,91	0,27
	DLP	47,73	55,24	91,83	10,90	0,88	0,41
	DLS	5,56	9,62	80,88	9,92	1,36	0,26
	DG	18,01	5,88	47,90	4,81	1,85	0,32
	WA	35,00	11,86	30,50	7,26	1,21	0,06
	WAP	25,74	11,85	42,02	13,74	1,24	0,14
	WAS	24,26	20,75	38,30	19,40	1,52	0,15
	WC	14,46	9,24	16,07	9,98	0,99	0,24
	WCP	31,42	11,68	21,31	10,91	1,08	0,39
	WCS	33,28	6,94	31,48	27,61	1,45	0,42
	WL	42,11	23,73	35,94	11,08	1,44	0,06
	WLP	25,58	20,56	41,71	26,94	1,52	0,71
	WLS	16,66	2,83	56,28	10,98	1,81	0,18
	WG	41,67	3,93	30,80	6,35	1,71	0,28
2014	DA	41,16	21,97	68,45	14,40	2,08	0,31
	DAP	23,41	20,75	66,59	32,69	1,88	0,24
	DAS	21,11	25,89	76,64	16,95	1,78	0,07
	DC	37,20	9,32	76,33	3,64	2,13	0,09
	DCP	23,25	6,67	81,64	10,28	1,94	0,15
	DCS	12,39	13,74	73,84	11,13	1,92	0,35
	DL	34,21	30,41	93,73	4,80	1,69	0,67
	DLP	42,74	23,40	69,75	5,20	2,22	0,20
	DLS	44,30	24,96	87,86	7,45	1,97	0,31
	DG	37,03	18,86	41,60	15,13	2,36	0,17
	WA	31,08	26,94	59,97	19,42	1,17	0,40
	WAP	24,03	13,06	46,33	16,86	1,57	0,25
	WAS	35,56	12,70	52,70	16,28	1,59	0,25
	WC	45,92	14,99	57,99	28,27	1,62	0,21
	WCP	37,85	11,19	89,02	4,43	1,68	0,09
	WCS	25,10	15,22	56,28	12,27	1,62	0,04
	WL	65,72	27,28	74,63	23,79	2,09	0,11
	WLP	57,79	38,77	77,09	11,55	2,06	0,29
	WLS	41,42	3,46	62,08	29,72	1,73	0,31



#### Příloha 4



*Obr. 21: Letecký snímek z 5/2012, v hnědém čtverci je oblast suchého vřesoviště, v modrém vlhkého, na tmavých plochách byly aplikovány drny; převzato z Weijters et al. (2014).*